SÉRIE A N° 2467

N° D'ORDRE
3339

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

PAUL BOUGIS

1re THÈSE. — Recherches biométriques sur les Rougets (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.).

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 20 Décembre 1951 devant la Commission d'examen.

MM. P.-P. GRASSÉ, *Président*

G. PETIT
L. GALLIEN } *Examinateurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

1952

SÉRIE A N° 2467

N° D'ORDRE
3339

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

PAUL BOUGIS

1re THÈSE. — Recherches biométriques sur les Rougets (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.).

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 20 Décembre 1951 devant la Commission d'examen.

MM. P.-P. GRASSÉ, *Président*

G. PETIT
L. GALLIEN } *Examinateurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

1952

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. A. Chatelet.

PROFESSEURS

G. Julia..... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
A. Denjoy..... T Théorie des Fonctions.
L. Lutaud ..... T Géographie physique et Géologique dynamique.
E. Darmois ..... T Enseignement de Physique.
Robert Lévy ..... T Physiologie comparée.
Mme Ramart-Lucas. T Chimie organique.
Foch..... T Mécanique physique et expérimentale.
Pauthenier..... T Électrotechnique générale.
De Broglie..... T Théories physiques.
Job ..... T Chimie générale.
Prenant..... T Anatomie et Histologie comparées.
Combes ..... T Physiologie végétale.
Garnier ..... T Géométrie supérieure.
Pérès ..... T Mécanique des fluides et applications.
Laugier..... T Physiologie générale.
Toussaint ..... T Technique Aéronautique.
M. Curie..... T Physique (P. C. B.).
G. Ribaud..... T Hautes températures.
Chazy..... T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
Croze..... T Physique théorique et physique céleste.
Dupont..... T Théories chimiques.
Valiron..... T Calcul différentiel et Calcul intégral.
Barrabé ..... T Géologie structurale et géologie appliquée.
Vavon ..... T Analyse et mesures chimiques.
G. Darmois..... T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Jacques Bourcart . T Géographie physique et Géologie dynamique.
Aubel ..... T Chimie biologique.
Mme Joliot-Curie.. T Physique générale et Radioactivité.
Plantefol ..... T Botanique.
Cabannes ..... T Recherches physiques.
Grassé ..... T Évolution des êtres organisés.
Prévost..... T Chimie organique.
Bouligand ..... T Application de l'analyse à la Géométrie.
Chaudron ..... T Chimie appliquée.
Wyart ..... T Minéralogie.
Teissier..... T Zoologie.
Mangenot ..... T Biologie végétale.
P. Auger ..... T Physique quantique et relativité.
Monnier..... Physiologie générale.
Piveteau..... T Géologie.
Rocard..... T Physique.
H. Cartan..... T Mathématiques (E. N. Supérieure).
Schaeffer ..... T Physiologie des fonctions.
Laffitte..... T Chimie générale.
Favard ..... T Mécanique générale.
Coulomb..... T Physique du Globe.
Mlle Cousin..... T Physique du Globe.
Mlle Cousin..... T Biologie animale (P. C. B.).
Chrétien..... T Chimie minérale.
P. Drach..... T Zoologie.
Kastler ..... T Physique.
Chatelet..... T Arithmétique et théorie des nombres.
Ephrussi ..... T Génétique.
Wurmser ..... T Biologie physico-chimique.
Bauer ..... T Chimie-Physique.
Rivière ..... Géologie (P. C. B.).
Gautheret..... T Biologie Végétale (P. C. B.).
Lucas ..... Physique.
A. Thomas ..... T Évolution des êtres organisés.
Arnulf ..... Optique appliquée.
Max Morand..... Physique.
Soleillet..... Physique.
Fortier ..... T Mécanique expérimentale des fluides.
Danjon..... T Astronomie.
Fromageot..... T Chimie Biologique.
Laporte..... T Physique générale et Radioactivité.
Janet ..... Mathématiques générales.
Petit..... T Biologie maritime.
Queney..... T Météorologie et dynamique atmosphérique.
Gallien ..... Biologie animale (P. C. B.).
Eichhorn ..... Biologie vgéétale (P. C. B.).
de Cugnac..... Biologie végétale (P. C. B.).
Mlle Cauchois..... T Chimie-Physique.
Thellier ..... Physique du Globe.
Audubert ..... Électrochimie.
L'Héritier..... Génétique.
Grivet ..... T Radio-Électricité.
Poncin ..... Mécanique des fluides.
Thiry ..... T Mécanique appliquée.
Dubreil ..... Mathématiques générales.
Quelet ..... Chimie (P. C. B.).
Cagniard ..... Géophysique appliquée.
Champetier ..... Chimie appliquée.
Cuvillier..... Géologie structurale et Géologie appliquée.
Jung..... Pétrographie.
Trillat..... Physique (P. C. B.).
Wiemann..... Chimie (P. C. B.).
Lichnerowicz ..... Mathématiques générales.
Jacquinot ..... Physique (P. C. B.).
Vassy ..... Physique de l'atmosphère.
Destouches..... Théories physiques.
M. Pruvost..... T Géologie.
Amiel ..... Chimie (P. C. B.).
Hocart ..... Minéralogie.
Machebœuf ..... Microbiologie.
J.-P. Mathieu..... Physique (P. C. B.).
Couteaux..... Biologie animale (P. C. B.).
May ..... Biologie animale (P. C. B.).

Secrétaire..... Ch. Monier.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Ecologie des vases à Turritelles.

Vu et approuvé :

Paris, le 15 Décembre 1951.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
A. CHATELET

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
JEAN SARRAILH

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550412_0031

RECHERCHES BIOMÉTRIQUES SUR LES ROUGETS
(MULLUS BARBATUS L., MULLUS SURMULETUS L.)

PAR

PAUL BOUGIS

SOMMAIRE

INTRODUCTION 58

Chapitre I. — LES DEUX ESPÈCES DE *Mullus* 59
1. Les Mullidés 59
2. La controverse des deux espèces 59
3. Le museau des *Mullus* 61
4. La coloration du corps 68
5. La coloration des nageoires 69
6. Les écailles de la joue 71

Chapitre II. — BIOLOGIE ET CROISSANCE DES *Mullus* 72
A) Les jeunes *Mullus* jusqu'au premier hiver 72
1. Vie pélagique 72
2. Première phase benthique 72
3. Migration en profondeur 73
4. Croissance des jeunes *Mullus barbatus* 76
5. Croissance des jeunes *Mullus surmuletus* 78
B) Les *Mullus* à partir du premier hiver 80
1. Les écailles 80
2. Croissance des *Mullus barbatus* 81
3. Croissance des *Mullus surmuletus* 85
4. Croissance en poids des *Mullus* 87
5. Discussion des résultats 88

Chapitre III. — LES GONADES ET LEUR CYCLE 91
1. Les gonades avant la maturité 91
2. L'âge de la première maturité 92
3. Cycle sexuel des *M. barbatus* femelles 93
4. Cycle sexuel des *M. surmuletus* femelles 97
5. Comparaison avec les cycles des *Merluccius merluccius* et *Sardina pilchardus* femelles 98

6. Cycle sexuel mâle 100
7. Relations allométriques dans le cycle sexuel des *Mullus* 102
8. Croissance et puberté 111

Chapitre IV. — Le foie et le rapport hépatosomatique 115
1. Le rapport hépatosomatique dans les Téléostéens 116
2. Pratique et exactitude des mesures 117
3. Le foie et le R. H. S. des jeunes *Mullus* 118
4. Le foie et le R. H. S. des *M. barbatus* femelles 121
5. Le foie et le R. H. S. des *M. surmuletus* femelles 126
6. Le foie et le R. H. S. des *M. barbatus* mâles 127
7. Le foie et le R. H. S. des *M. surmuletus* mâles 131
8. R. G. S. et R. H. S. dans les deux *Mullus* 132
9. Essai d'interprétation générale du rôle du foie au cours du cycle sexuel dans les Téléostéens. 133

Chapitre V. — Sur quelques discontinuités allométriques dans les jeunes *Mullus* 142
1. Les nageoires pectorales 142
2. Les nageoires ventrales 151
3. Les barbillons 153
4. Le diamètre oculaire 155
5. Interprétation des résultats 158
6. Les discontinuités allométriques 165

Chapitre VI. — Les relations entre les deux *Mullus* 166

Conclusion 169

Bibliographie 170

INTRODUCTION

Les recherches exposées ci-après ont eu pour point de départ le désir d'ajouter à la connaissance de la biologie des *Mullus* dont le rôle est important dans la production ichthyologique de la Méditerranée et, d'autre part, le souci de vérifier l'hypothèse attirante de Remotti sur les relations existant entre les deux *Mullus* méditerranéens.

Après avoir étudié la systématique des *Mullus*, base indispensable, nous examinerons successivement la croissance, les gonades, le foie et certaines mensurations particulièrement intéressantes.

Enfin, avant de conclure, nous ferons, dans un bref chapitre, l'étude critique de l'hypothèse de Remotti.

Mais nous tenons auparavant à exprimer notre reconnaissance à ceux qui nous ont soutenu, conseillé ou aidé dans la réalisation de ce travail :

A M. le Professeur Wintrebert pour ses encouragements, à M. le Professeur Petit pour les facilités de travail qu'il nous a largement données, à M. le Professeur Fage et à M. le Professeur Fontaine pour l'intérêt qu'ils ont pris à nos recherches, à nos collègues et amis, B. Andreu, J. Buser, C. Delamare Deboutteville, J. Leloup,

R. Letaconnoux, R. Muzinic, M. Olivereau ; aux marins du Laboratoire Arago, à M. et Mme Dumazert et à J. Tanis. Nous ne voulons pas manquer non plus d'évoquer ici la mémoire du Professeur Chatton, notre premier maître.

Chapitre I

LES DEUX ESPÈCES DE MULLUS

1. — Les Mullidés.

Les Mullidés forment dans les Téléostéens une famille très homogène : leur corps est allongé, modérément aplati et couvert de grandes écailles ; ils possèdent deux nageoires dorsales courtes, très séparées, et une nageoire anale semblable à la deuxième dorsale. Dans le grand groupe des Percoïdes une physionomie toute spéciale leur est donnée par leurs deux barbillons placés sous le museau. Lo Bianco (1907) en a décrit l'origine : ils proviennent de la transformation précoce des deux premiers rayons branchiostèges et possèdent un axe osseux. Fouisseurs et tactiles ils possèdent aussi une fonction gustative démontrée histologiquement par Roule et Verrier (1927) dans les *Mullus* et, expérimentalement, par Mituo Sato (1938) chez *Upeneus spilurus* Bleek..

L'ensemble de la famille habite surtout les eaux chaudes des mers tropicales avec les genres principaux *Upeneus*, *Upeneoides*, *Mulloides* ; seul le genre *Mullus*, caractérisé par l'absence de dents à la mâchoire supérieure, fréquente nos côtes.

2. — La controverse des deux espèces.

Si Linné, en 1735, reconnaissait dans les *Mullus* de nos régions deux espèces distinctes qu'il nommait *Mullus surmuletus* et *Mullus barbatus*, Brünnich, dès 1768, s'élevait contre cette façon de voir, et considérait ces deux espèces comme deux formes d'une espèce unique. Ce n'était là que les débuts d'une longue controverse qui s'est poursuivie jusqu'à nos jours : nous renvoyons à L. Fage (1909) pour l'historique détaillé des différentes opinions qui se sont affrontées. Disons seulement que, sur une quinzaine d'auteurs, la moitié environ tient pour l'espèce unique,

comme Costa et Steindachner, l'autre moitié croyant à l'existence de deux espèces séparées comme Lacépède, Cuvier, Lo Bianco.

L. Fage (1909), étudiant les *Mullus* de la région de Banyuls et de l'Atlantique, sur plus de 150 individus, conclut à l'existence d'une seule espèce : *Mullus barbatus* L., avec une forme *typica* pour le « rouget de vase » des pêcheurs, et une variété *surmuletus* L. ; le mode méridional de celle-ci est le « rouget de roche » de la Méditerranée, et le mode septentrional le rouget-barbet commun de l'Atlantique.

Mais la question n'en reste pas là : Ninni (1912) revient aux deux espèces séparées pour la raison, insuffisante, que les alevins des deux formes apparaissent à des dates différentes.

En 1933, Remotti, étudiant la thyroïde des deux formes, trouve une différence nette dans leur activité thyroïdienne, et cite des individus qui présenteraient une mosaïque de caractères des deux types. Il conclut en admettant la possibilité de l'existence d'une espèce unique, *Mullus mediterraneus*, les deux types *barbatus* et *surmuletus* n'étant que deux expressions dissemblables, sous des conditions humorales différentes, de cette forme fondamentale unique. Nous reviendrons plus loin sur ce travail et nous verrons toute l'imprécision de ses résultats.

Corradini, un peu plus tard (1935), étudie le museau et la courbe de son profil par une méthode mathématique, pour conclure à une espèce unique.

Enfin Castelnuovo (1936), utilisant des méthodes biométriques, ne trouve aucun critère sûr permettant de résoudre le problème de la systématique des *Mullus*.

Par conséquent, on peut dire qu'avant notre note préliminaire parue en 1949, aucune donnée sûre ne permet de séparer les deux espèces et d'affirmer qu'elles sont distinctes. Cette confusion se traduit largement dans les faunes et les catalogues ichthyologiques : par exemple dans le « Catalogue des Poissons d'Espagne » F. de Buen (1935) donne pour *Mullus barbatus barbatus* L. la photographie d'un *M. surmuletus* de Vigo, sans doute pris au chalut, de grande taille, et pour *Mullus barbatus surmuletus* L. un autre *M. surmuletus* provenant de Palma de Mallorca.

Dans les fiches faunistiques de la Méditerranée, si une première fiche consacrée à *M. barbatus* L. admet *surmuletus* comme variété, une seconde fiche considère *M. surmuletus* comme une espèce.

En fait si, dans la plupart des cas, il n'y a guère de doute pour les individus attribués jusqu'ici à *M. surmuletus*, dans les travaux rapportés

à *M. barbatus* nous ne pouvons savoir en réalité de quelle espèce il s'agit, à moins de précisions particulières de l'auteur.

3. — Le Museau des Mullus.

Depuis LINNÉ le caractère plus ou moins busqué du museau a été tour à tour invoqué pour séparer ou unir spécifiquement les deux types de *Mullus*. Il convenait donc de faire d'abord une étude approfondie du museau.

L. FAGÉ, en 1909, trouve tous les intermédiaires entre le museau le plus aigu et le museau le plus obtus : il distingue et figure photographiquement sept types de museau (A à F) et il répartit les individus étudiés dans ces différentes catégories.

CORRADINI (1935) fait une étude du museau des *Mullus* en employant une méthode assez compliquée, tant pour le relevé que pour l'étude de la courbure du profil céphalique. Cet auteur conclut, comme L. FAGE, à l'impossibilité de séparer les deux espèces par le museau et le profil.

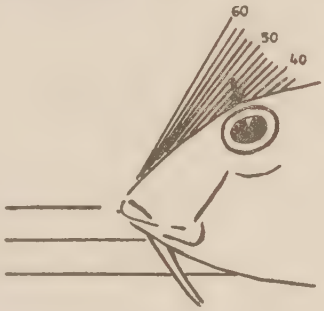


FIG. 1. — Mesure de l'angle du museau.

Pour l'étude du museau, après avoir utilisé plusieurs procédés différents, nous nous sommes arrêtés au suivant (figure 1) : sur un carton épais et paraffiné de gros traits parallèles permettent d'orienter le poisson, le corps étant placé parallèlement à ces traits. Partant d'un point origine, une série de droites font avec la direction des traits des angles variant de 30° à 60° (de 2° en 2°) ; le bout du museau (l'angle de la lèvre supérieure) est amené au-dessus du point origine ; le museau est alors caractérisé par l'angle de la droite joignant le point origine au point du profil où se projette le milieu de l'œil ; il faut évidemment éviter les erreurs de parallaxe. Cette méthode est rapide et les mesures répétées sur un même lot concordent satisfaisamment : malgré sa faible précision elle est donc très utilisable.

Sur la figure 2 nous avons porté les résultats des mesures ainsi effectuées pour des femelles de 205 à 233 mm. Nous voyons d'abord que si les mesures sont réunies sans distinction entre les deux types de *Mullus* aucun résultat net n'apparaît : l'angle du museau varie de 46° à 60°

sans qu'il soit possible de trouver deux maxima bien séparés permettant de concevoir l'existences de deux espèces. Cela concorde avec les conclusions de L. Fage et de Corradini.

Mais, si nous séparons maintenant les *Mullus* en *surmuletus* et *barbatus* suivant les critères que nous allons voir plus loin, il apparaît que les *surmuletus* femelles ont un angle variant de 40° à 52°, les *barbatus* femelles un angle allant de 48° à 60° : l'amplitude de variation est donc du même ordre dans les deux types de *Mullus* mais, bien que les deux

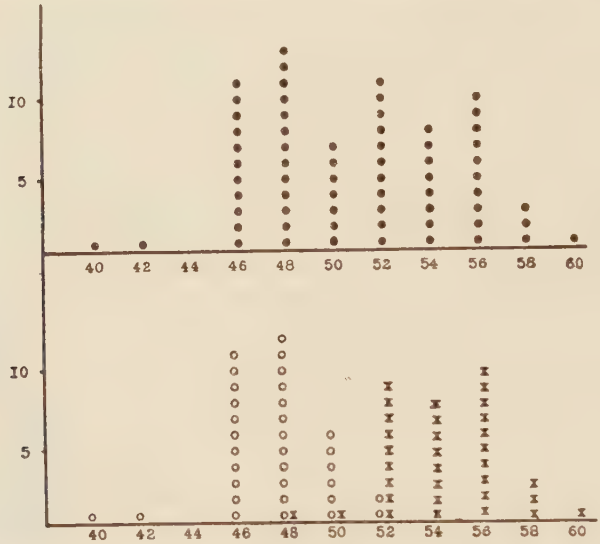


Fig. 2. — Variation de l'angle du museau : *Mullus* femelles de 205 à 233 mm. En haut les deux types réunis. En bas le type *surmuletus* (cercles) et le type *barbatus* (croix) séparés. (Abscisses : angle en degrés. Ordonnées : nombre d'individus).

gammes de variations empiètent l'une sur l'autre, les moyennes de l'angle (pour le groupe de taille indiqué) sont bien différentes : 47° à 48° environ pour le type *surmuletus* et 54° pour le type *barbatus*.

Ces faits se retrouvent pour les autres groupes de taille et pour le sexe mâle.

L'angle du museau n'est donc pas un élément absolument sûr pour séparer les deux types de *Mullus* ; si, dans la plupart des cas, il permet la séparation, considéré seul il ne sera, dans une petite proportion d'individus, d'aucun secours.

Avant de passer aux autres éléments qui nous ont permis de donner, pour les deux *Mullus*, une séparation spécifique sûre, nous allons

étudier plus en détail la variation du museau lors de la croissance en longueur.

La figure 3 donne, pour les *barbatus* nés au début de l'été, le résultat des mesures de l'angle du museau pour des tailles croissantes. Pour

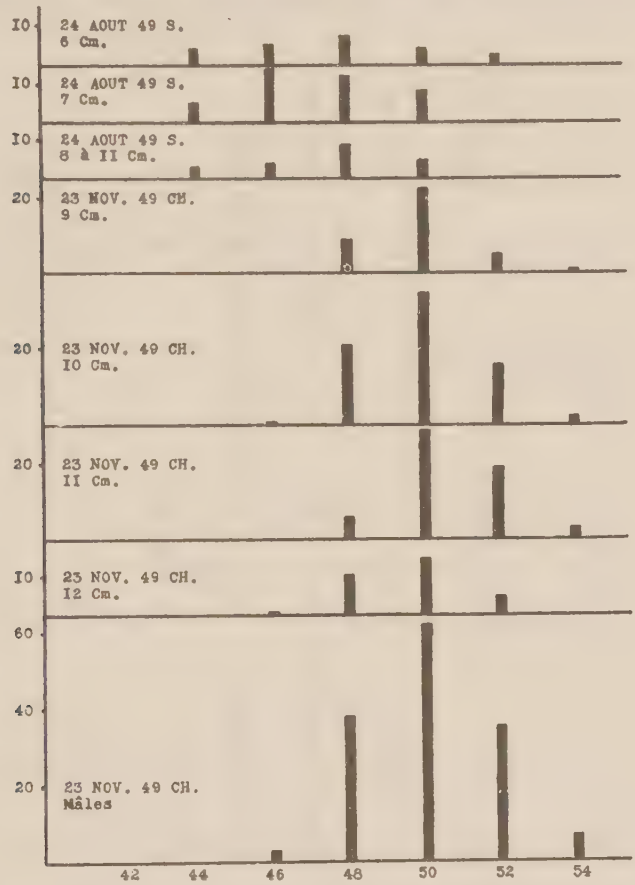


FIG. 3. — Angle du museau des jeunes *barbatus* (en abscisses, angle en degrés ; en ordonnées, nombre ; S = Senne ; CH = Chalut).

les individus pris à la senne le 24 août 1949, l'angle moyen est du même ordre pour les tailles de 6 cm, 7 cm et 8 à 11 cm. Le lot pris au chalut le 23 novembre 1949 donne un résultat semblable : de 9 à 12 cm l'angle moyen oscille autour de 50°. Par conséquent dans un même lot de jeunes *barbatus*, quelque soit la taille, l'angle moyen est du même ordre. Par contre, nous voyons qu'entre les deux lots il existe une différence notable.

Sur la figure 4 nous avons reporté les données relatives à des lots échelonnés d'août à février : de 47° à 48° en août 1949, l'angle moyen passe à 49° et 50° en septembre, octobre et novembre 1949 et s'approche de 52° en février 1950.

Dans les jeunes *barbatus* de l'année l'angle moyen grandit (et le

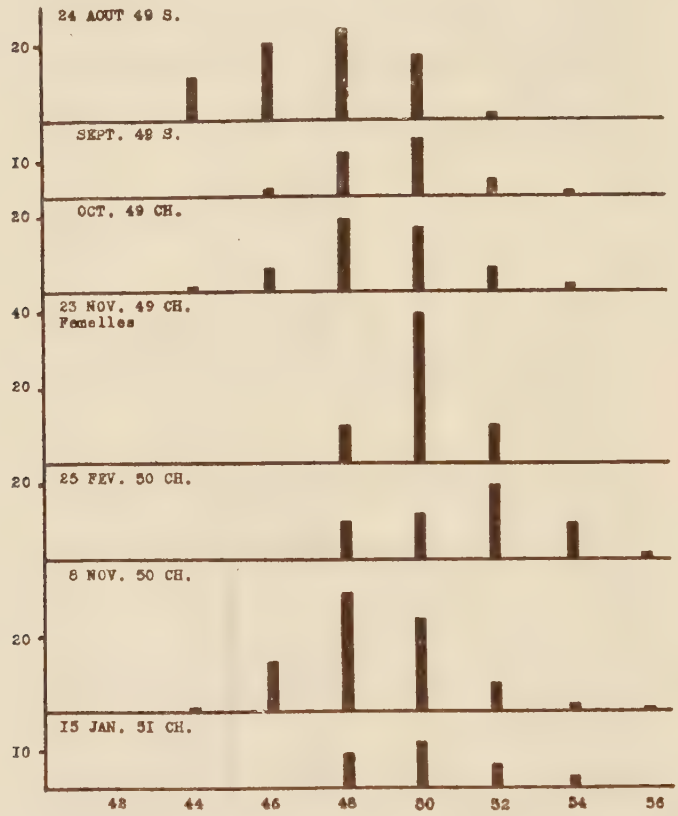


FIG. 4. — Angle du museau des jeunes *barbatus* (en abscisses, angle en degrés ; en ordonnées, nombre d'individus ; S = Senne ; CH = Chalut).

profil se busque) indépendamment de la taille, depuis l'été jusqu'au printemps, même lorsque la croissance en longueur se trouve arrêtée.

Avec la classe née en 1950 se retrouve le même phénomène : proche de 49° au début de novembre 1950, l'angle moyen dépasse 50° en janvier 1951. D'autre part (fig. 3 et 4) entre jeunes mâles et jeunes femelles il n'existe pas de différence dans l'angle du museau (lots du 23 novembre 1949).

Dans les *surmuletus* de l'année les faits sont du même ordre (fig. 5) : l'angle moyen de 44° en août-octobre 1949 passe (pour une taille moyenne sensiblement égale) à un peu plus de 46° en février-avril 1950 et en mars 1951.

Mais une fois atteint cet angle de 46°, l'angle du museau dans les *surmuletus* ne reste pas définitivement constant. Dans la figure 6 nous

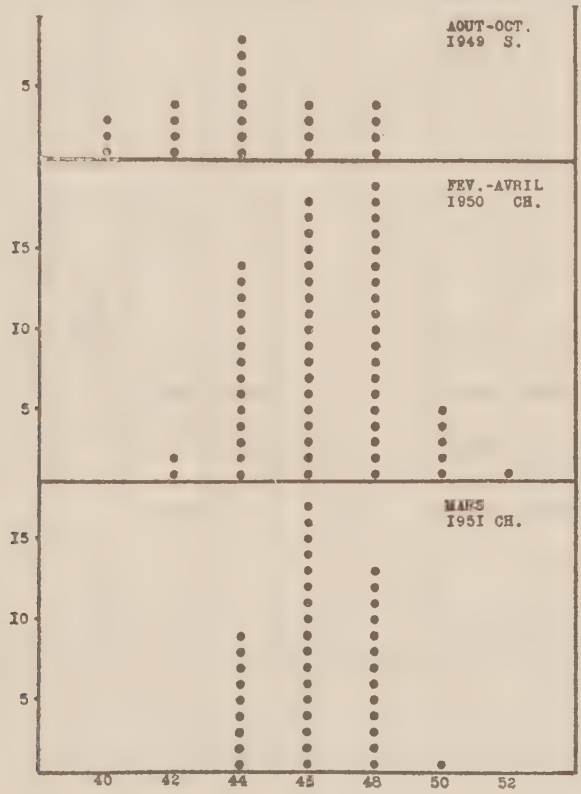


FIG. 5. — Angle du museau des jeunes *surmeletus* (mêmes conventions que pour la fig. 4).

avons reproduit les données concernant un lot de *surmuletus* que nous avons étudiés à La Rochelle en janvier 1949 [1] : il apparaît nettement qu'à partir d'environ 23 cm il se produit à nouveau une augmentation de l'angle du museau, les individus de 35 cm et plus ayant un angle atteignant et dépassant 50°.

Dans les *surmuletus* de Banyuls si, par suite du petit nombre des

1. Les individus ont été répartis en groupes de taille ; les intervalles de ceux-ci vont croissant.

individus supérieurs à 25 cm que nous avons pu nous procurer, ce phénomène n'apparaît pas de façon aussi tranchée, il s'accuse cependant (fig. 7) : dans les femelles, le dernier groupe de 234 mm à 266 mm montre une augmentation de l'angle du museau. Dans les *surmuletus* mâles, l'angle commence à augmenter à partir du groupe 9 (180-204 mm). Dans le cas des *surmuletus* de La Rochelle, qui, à l'arrivée au port, sont vidés et donc de sexe indéterminé, il est très probable que la dissymétrie

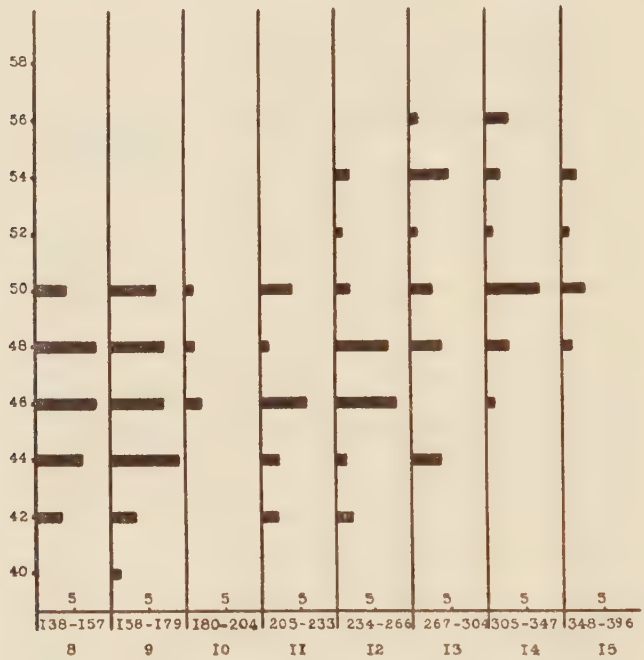


Fig. 6. — Angle du museau : *surmuletus* de La Rochelle. En abscisses : nombre d'individus ; intervalles en mm. et numéros des groupes de taille. En ordonnées : angle en degrés.

de répartition, marquée en particulier dans les groupes 12 et 14, soit due aux mâles, dont l'angle reprend son accroissement pour une taille inférieure à celle des femelles.

Dans les *barbatus* nous retrouvons ces phénomènes (fig. 8) : après être resté constant aux environs de 52°, l'angle du museau commence à nouveau à croître tant chez les mâles que chez les femelles et cette discontinuité se produit pour les mâles dans le groupe 8 (138-157 mm), pour les femelles dans le groupe 10 (180-204 mm).

Par conséquent, après être resté un certain temps constant, l'angle

du museau grandit à nouveau avec l'augmentation de la taille et cette reprise est plus précoce dans les mâles que dans les femelles.

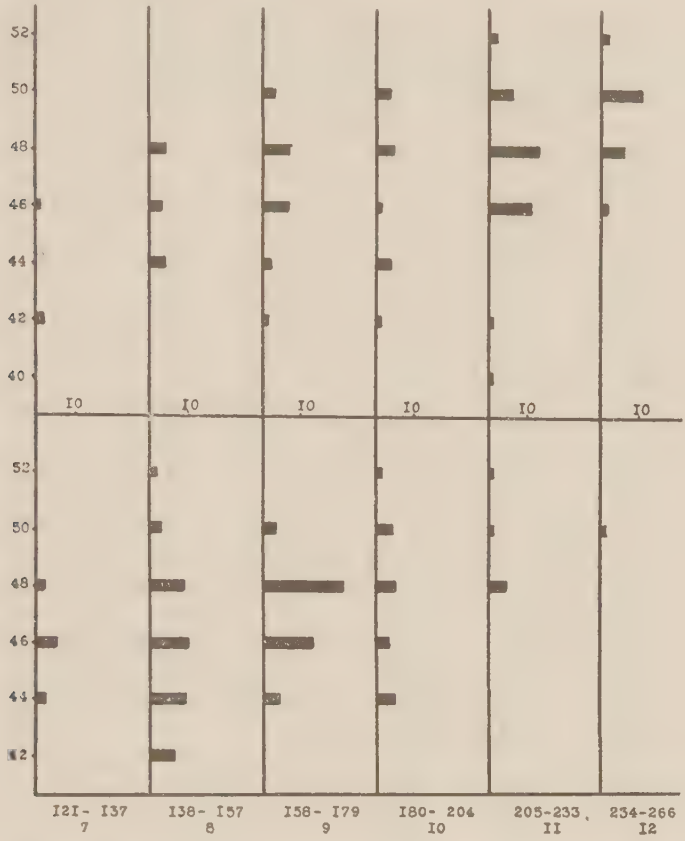


Fig. 7. — Angle du museau : en haut, *surmuletus* femelles ; en bas, *surmuletus* mâles ; individus de Banyuls. Mêmes conventions que pour la fig. 6.

Nous n'avons envisagé le museau, caractérisé par l'angle que nous avons défini, que sous son aspect externe, sans nous préoccuper des variations dans les structures osseuses internes qui conditionnent ces variations de profil. Les squelettes céphaliques des deux espèces comme l'avait déjà noté, il y a bien longtemps, Günther (1859) sont très proches. Nous avons cherché sur le squelette céphalique, un angle caractéristique facilement repérable et déterminable, ou un rapport entre deux longueurs, pour remplacer l'angle du museau dont la détermination est grossière : nous n'avons pu arriver à des résultats satisfaisants.

4. — La coloration du corps.

Dès 1909 L. Fage a fait justice de cette opinion des auteurs qui voulaient que le *surmuletus* se distingue de *barbatus* par la présence de bandes jaunes sur les flancs : dans notre note de 1949, nous avons expliqué

Fig. 8. — Angle du museau : *barbatus* femelles (en haut) et *barbatus* mâles (en bas) de Banyuls. Mêmes conventions que pour la fig. 6.

la cause de cette erreur longtemps répandue : le pigment, qui constitue ces bandes, est localisé dans les parois des poches dermiques des écailles : dans les *barbatus* (Rougets de vase), roulés et entassés au fond du chalut, les écailles du flanc sont presque toujours complètement détachées et les poches dermiques des écailles déchirées et disparues, d'où l'absence apparente du pigment jaune des bandes. Chez le *surmuletus* (Rouget de

roche) ces bandes manquent tout aussi bien quand les écailles ont été enlevées : mais les *surmuletus* sont le plus souvent pris aux filets trémails où ils ne subissent pas cet écaillage.

Mais s'il n'est pas possible qualitativement de différencier, quant à la couleur, les deux types de *Mullus*, il existe cependant une différence quantitative : bien qu'en aquarium nous ayons pu constater entre les jeunes des deux types une identité totale de teinte à certains moments, de façon générale nous avons remarqué que les individus du type *surmuletus* étaient de coloration plus accentuée. D'autre part, dans un coup de chalut donné, où les individus des deux types ont été pris à une même profondeur, et donc dans les mêmes conditions d'éclairement, on peut noter que les individus *surmuletus* sont plus brillants, les individus *barbatus* plus ternes. Ceci va de pair également avec une différence de consistance des téguments, plus durs, plus fermes, dans les *surmuletus*.

En somme, qualitativement, la pigmentation du corps est identique dans les deux types de *Mullus* et, s'il existe une certaine différence quantitative, celle-ci ne peut donner un critère objectif sûr.

Nous ne voulons pas laisser de côté cette question de la pigmentation des *Mullus* sans noter une particularité que nous avons observée chez les jeunes individus en aquarium : c'est la variabilité extrême de la pigmentation des *Mullus* vivants ; à tel point qu'il serait plus juste de parler de leur système de colorations que de leur coloration. Ils peuvent présenter en effet deux modes : un *mode longitudinal* où une raie d'un brun foncé, correspondant à l'emplacement de la première bande jaune, barre l'œil, et, parallèlement au dos, atteint la base de la queue ; un *mode vertical* où trois zones verticales sombres alternent avec des zones claires. Ces deux modes s'excluent mutuellement et le même individu peut passer très rapidement d'un mode à l'autre.

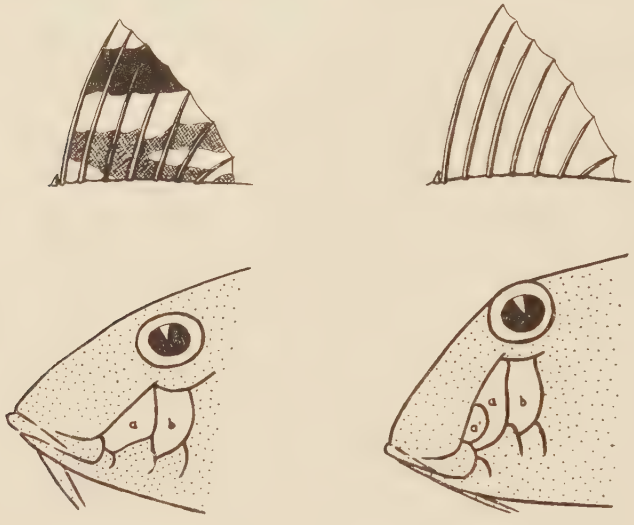
Il est assez curieux de remarquer que, dans la famille des *Mullidae*, on retrouve dans plusieurs cas l'un ou l'autre de ces modes décrit comme caractère spécifique : il serait intéressant de savoir si les espèces en question peuvent passer d'un mode à l'autre (l'un des modes conservé post mortem ayant été considéré comme spécifique) ou si un des modes seulement a persisté.

C'est ainsi que, si l'on se rapporte aux figures données par Fowler (1933), on retrouve le premier mode à raie longitudinale barrant l'œil dans *Upeneus tragula* Richardson, *Pseudupeneus porphyreus* Jenkins, *Ps. barberinoides* (Bleeker) et *Ps. barberinus* (Lacépède). Tandis que dans *Pseudupeneus trifasciatus* (Lacépède) se reconnaît le mode à zones transversales.

5. — La coloration des nageoires.

Si la couleur du corps ne nous donne pas d'élément sûr pour la séparation des deux types de *Mullus*, la coloration des nageoires, par contre,

va nous fournir un critère excellent. En effet la première dorsale présente dans les deux types un système de coloration complètement différent : alors que dans *barbatus* elle est à peu près incolore, dans *surmuletus* elle montre une tache très nette, jaune dans les individus pris en profondeur, brun rouge dans les individus capturés par quelques mètres seulement.



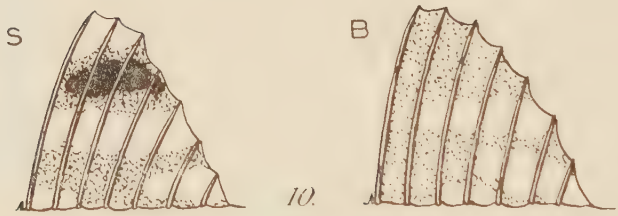


FIG. 9. — Première nageoire dorsale et écailles de la joue dans *M. surmuletus* (S) et *M. barbatus* (B). — FIG. 10. — Première nageoire dorsale dans les individus de 6 cm. de longueur. S : *M. surmuletus* ; B : *M. barbatus*.

Quoique cette tache ait été indiquée par LO BIANCO (1908) comme permettant la séparation des jeunes individus des deux types de 5 à 6 cm, les auteurs ne lui ont, de façon générale, accordé aucune attention dans les diagnoses. En dessous de cette tache se trouve une bande plus claire, bifurquée postérieurement.

Nous avons, pour notre part, toujours constaté que les individus

présentant cette tache à la première dorsale avaient à la fois un museau à angle faible et une coloration générale vive. Jamais nous n'avons trouvé dans un individu présentant les caractères de *barbatus* de première dorsale possédant cette coloration. Dans la figure 9 nous figurons les deux types de coloration de la première dorsale dans les adultes. De plus nous représentons la première dorsale des jeunes individus d'environ 6 cm (fig. 10) : si la dorsale des jeunes *barbatus* présente une certaine pigmentation celle-ci est bien différente encore de la pigmentation présentée par les jeunes *surmuletus*.

La pigmentation de la première dorsale est donc un caractère absolument sûr de discrimination.

6. — Les écailles de la joue.

Enfin l'étude des écailles de la joue nous a permis de trouver un caractère nouveau permettant la séparation des deux types (fig. 9). Dans les individus de type *surmuletus*, définis par leur museau et leur coloration, le revêtement de la joue dans sa partie antéro-supérieure est formé par deux grandes écailles « a » et « b ». Dans les individus de type *barbatus* il existe constamment, en plus de ces deux écailles, une petite écaille supplémentaire que nous avons appelée « a' ».

Les écailles de la joue, quand elles sont conservées, constituent un élément distinctif sûr.

Conclusions.

Les auteurs précédents, tout en reconnaissant l'existence de deux types de *Mullus*, le type *surmuletus* et le type *barbatus*, avaient été jusqu'ici incapables de donner des critères permettant de ranger, sans doute aucun, les individus apparaissant litigieux dans l'une ou l'autre catégorie : d'où la croyance, chez un certain nombre d'entre eux, à l'existence d'intermédiaires entre les deux types et la conception d'une espèce unique.

Nous avons montré que si l'angle du museau et la coloration du corps sont incapables de permettre une discrimination certaine entre les deux types, par contre la coloration de la première dorsale et les écailles de la joue permettent à coup sûr de les séparer. Nous n'avons encore

jamais trouvé, sur plusieurs milliers d'individus examinés, d'intermédiaires vrais entre les deux types.

Par conséquent les deux types de *Mullus* peuvent être considérés comme deux espèces valables, toujours différenciables : *Mullus barbatus* Linné et *Mullus surmuletus* Linné.

Chapitre II

BIOLOGIE ET CROISSANCE DES MULLUS

A. — Les jeunes Mullus jusqu'au premier hiver.

1. Vie pélagique. — Comme nous le verrons dans l'étude du cycle sexuel des *Mullus*, la période de ponte est relativement courte et présente un décalage d'une espèce à l'autre : *M. surmuletus* pond plus précocément, de la mi-mai à la mi-juin, *M. barbatus* en juin et juillet. Les œufs, d'apparences très semblables dans les deux espèces, seraient plus petits dans *M. barbatus* (figurés par Raffaele (1888) et par Heincke et Ehrenbaum (1900)).

Les larves sont pélagiques comme les œufs (Raffaele, Heincke et Ehrenbaum). Elles évoluent en jeunes *Mullus* qui, longs de quelques centimètres, présentent une pigmentation bleue tout à fait remarquable. Cette livrée bleue, semblable à celle de Clupéidés comme la Sardine (*Sardina pilchardus* Walb.), persiste pendant la vie pélagique. A l'arrivée sur les fonds côtiers elle cède la place à une coloration très proche de celle de l'adulte : il existe à ce moment une véritable métamorphose pigmentaire excellemment figurée par Lo Bianco (1908).

Ce stade pélagique transitoire à livrée bleue est sans doute un trait général dans la famille des Mullidés. Chez *Upeneus maculatus* Bloch, des Bahamas et de Turk Island, Parr (1930) a en effet décrit, dans les jeunes individus pélagiques, une pigmentation bleue toute différente de celle de l'adulte. Le passage à la vie benthique s'accompagne également d'une transformation pigmentaire.

2. Première phase benthique. — C'est près de la côte que les jeunes *Mullus* commencent leur vie benthique, depuis des profondeurs de 15

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Nom du candidat : **BOUGIS.**

Prénom : **(Paul).**

Date de la soutenance : *20 Décembre 1951.*

Numéro d'ordre : *3339.*

BOUGIS (Paul). — Recherches biométriques sur les Rougets (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). — *Paris*, Arch. de Zool. exp. et gén., in-8°, 118 p., 59 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1951. Sér. A, n° 2467. N° 3339.

BOUGIS (Paul). — Recherches biométriques sur les Rougets *Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). — *Paris*, Arch. de Zool. exp. et gén., in-8°, 118 p., 59 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1951. Sér. A, n° 2467. N° 3339.

BOUGIS (Paul) — Recherches biométriques sur les Rougets (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). — *Paris*, Arch. de Zool. exp. et gén., in-8°, 118 p., 59 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1951. Sér. A, n° 2467. N° 3339.

BOUGIS (Paul). — Recherches biométriques sur les Rougets (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). — *Paris*, Arch. de Zool. exp. et gén., in-8°, 118 p., 59 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1951. Sér. A, n° 2467. N° 3339.

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Nom du candidat : **BOUGIS.**

Prénom : **(Paul).**

Date de la soutenance : *20 Décembre 1951.*

Numéro d'ordre : *3339.*

BOUGIS (Paul). — Recherches biométriques sur les Rougets (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). — *Paris,* Arch. de Zool. exp. et gén., in-8°, 118 p., 59 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1951. Sér. A, n° 2467. N° 3339.

BOUGIS (Paul). — Recherches biométriques sur les Rougets *Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). — *Paris,* Arch. de Zool. exp. et gén., in-8°, 118 p., 59 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1951. Sér. A, n° 2467. N° 3339.

BOUGIS (Paul) — Recherches biométriques sur les Rougets (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). — *Paris,* Arch. de Zool. exp. et gén., in-8°, 118 p., 59 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1951. Sér. A, n° 2467. N° 3339.

BOUGIS (Paul). — Recherches biométriques sur les Rougets (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). — *Paris,* Arch. de Zool. exp. et gén., in-8°, 118 p., 59 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1951. Sér. A, n° 2467. N° 3339.

à 20 m jusqu'à l'extrême bord : par mer calme il est facile de les observer par moins de 50 cm d'eau, seuls ou par petites bandes.

Les jeunes *M. surmuletus* arrivent les premiers : le décalage de la ponte se retrouve dans l'arrivée à la côte. En 1950, sur la plage du Fontaulé, devant le Laboratoire, nous avons observé les premiers jeunes *M. surmuletus* le 15 juin, mais trop peu nombreux encore pour donner des prises à la senne. Le 20 juin un chalutage très côtier par environ 10 mètres de profondeur nous a rapporté trois jeunes *M. surmuletus* de 5 à 6 cm. Le 30 juin la senne nous ramenait, sur la plage du Fontaulé, une cinquantaine de jeunes *M. surmuletus* sans un seul jeune *M. barbatus*. Ce n'est que dans un coup de senne du 18 juillet, ramenant de nombreux *M. surmuletus* que furent pris quelques *M. barbatus*, les premiers de l'année. En 1949 nous avons noté également ce décalage d'environ un mois dans la capture à la côte des deux espèces, les premiers *M. surmuletus* étant capturés fin juin, les premiers *M. barbatus* fin juillet. Cependant il ne faut pas perdre de vue que la taille à l'arrivée à la côte est plus faible pour les *M. barbatus* que pour les *M. surmuletus*, Lo Bianco leur assignant à ce moment respectivement 4,5 cm et 6,5 cm.

Les premiers jeunes *M. barbatus* échappent donc très probablement aux engins de pêche, lorsqu'ils viennent d'arriver, passant à travers les mailles, à la différence des jeunes *M. surmuletus*. Compte tenu de leur rapidité de croissance, déterminée ci-après, nous pensons qu'il faut réduire d'une semaine le décalage observé dans la capture des deux espèces.

Le décalage réel dans l'arrivée à la côte des deux espèces doit donc être d'environ trois semaines. Les jeunes *Mullus* sur les fonds de sable fouissent activement à l'aide de leurs barbillons, se nourrissant des petits polychètes et des petits crustacés ainsi délogés. Leur nombre peut être énorme : Lo Bianco (1909) cite un coup de chalut, donné en août 1905 près de la plage de Cûmes, ayant rapporté 400 kilogs de jeunes *Mullus* de 35 à 50 mm. Cette prise correspond, d'après nos pesées, à plus de 200.000 individus. L'arrivée en masse à la côte de ces jeunes *Mullus* a certainement une répercussion considérable sur l'écologie de cette catégorie de la microfaune que nous avons appelée, après M. Mare (1942), le meiobenthos (Bougis, 1950).

3. Migration en profondeur. — L'habitat normal des *M. barbatus* étant le plateau vaseux qui s'étend vers le large à partir d'une trentaine de mètres (figure 11), les jeunes *M. barbatus* séjournant par les petits fonds doivent opérer une migration en profondeur pour parvenir sur ces fonds de vase. Ceci s'est vérifié en baie de Banyuls : nous avons observé leur raréfaction dans les prises à la senne à partir de la fin septembre et d'octobre, ces captures devenant de plus en plus réduites en novembre. Parallèlement nos observations de 1948-1949 sur les

prises au chalut, dans la baie, par des fonds de plus de 25 m, nous ont montré l'apparition de jeunes *M. barbatus* de l'année sur ces fonds, vers la mi-septembre, et leur pullulation en octobre et novembre.

Les *M. surmuletus* adultes vivent depuis quelques mètres de profondeur jusqu'à une quarantaine de mètres, dans les zones rocheuses et sableuses. Il y a donc également une migration, plus difficile à apprécier, et peut être non totale, mais prouvée par des prises au chalut par 25 m et plus en octobre et novembre, de jeunes *M. surmuletus* nés dans l'année.

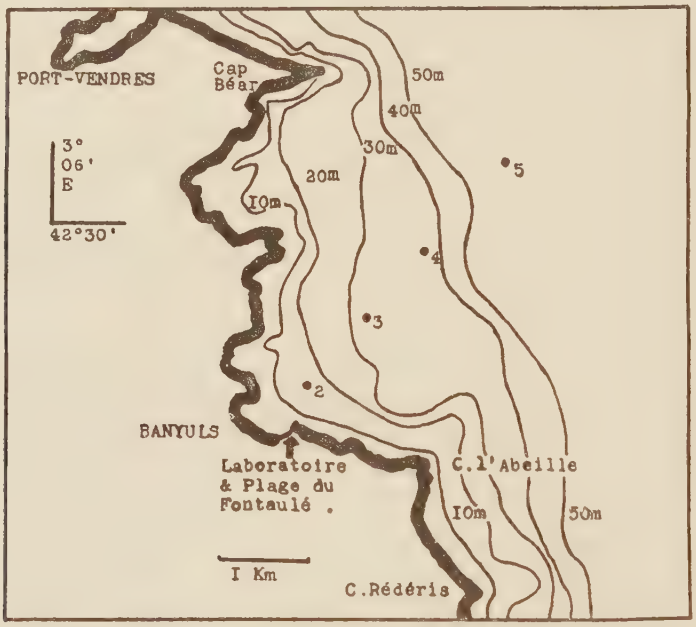


Fig. 11. — Carte de la Baie de Banyuls, avec les stations du 19 juin 1950.

Nos observations de 1950 nous ont montré que cette migration des jeunes n'était pas toujours aussi bien réglée. Le 25 août, un coup de chalut par plus de 30 m. dans une zone vaseuse, ne rapportant comme *Mullus* adultes que des *M. barbatus*, nous a donné de nombreux jeunes *M. surmuletus* et *M. barbatus*, résultat en complet désaccord avec nos observations des deux années précédentes. Le coup de chalut du 9 septembre se terminant par plus de 40 m de profondeur nous a rapporté également un lot de jeunes *M. surmuletus* avec quelques *M. barbatus* dans un habitat que les *M. surmuletus* adultes ne fréquentent pas, ou très rarement.

Nous pensons que cette migration anticipée et anormale peut trouver son explication dans une perturbation violente du régime thermique des eaux en baie de Banyuls. Nous avons fait, au cours de l'été 1950, quelques mesures de températures qui, insuffisantes à nous donner une bonne compréhension des phénomènes dans leur ensemble, nous ont montré la complexité du régime de température dans la baie de Banyuls et l'intérêt qu'il y aurait à mieux le connaître.

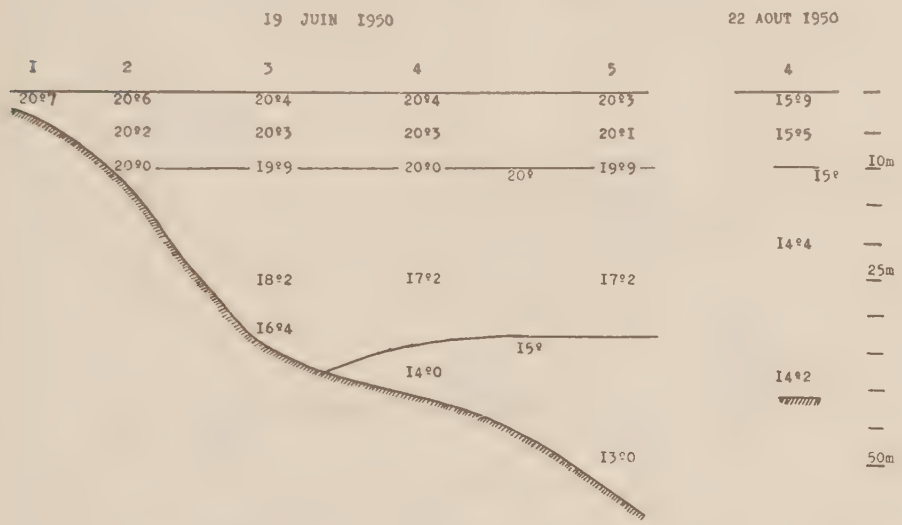


FIG. 12. — Température en Baie de Banyuls, le 19 juin 1950, aux stations 1 à 5, le 22 août 1950 à la station 4.

Le 19 juin nous avons fait une coupe dans l'axe de la baie, orientée vers le N. E., jusqu'à une profondeur supérieure à 50 m (fig. 12). On y voit l'existence d'une couche légèrement supérieure à 20°, épaisse d'au moins 10 mètres. Notons qu'à cette époque les jeunes *M. surmuletus* pélagiques se trouvent dans cette couche. Ils appartiennent en effet alors à ce que LO BIANCO appelle le Knephoplancton, c'est-à-dire le plancton de la zone supérieure des eaux. Le 21 août se produisit une brusque descente de température au bord de la côte l'eau passant de 22 ou 23° à 17°.

Il y a donc eu, en fin août 1950, envahissement brusque de la baie de Banyuls par une masse d'eau froide produisant une chute de température de 5 à 6°. Rien d'étonnant à ce que cette perturbation ait affecté les poissons, particulièrement les jeunes, et qu'elle soit responsable d'un refoulement prématuré de jeunes *Mullus* loin des petits fonds côtiers. Un phénomène du même ordre, affectant les jeunes sardines, vient d'être signalé par J. FURNESTIN sur les côtes du Maroc.

Le 22 août une série de mesures à la station 4 nous a montré une température en surface de 15°4 s'abaissant progressivement jusqu'au fond à 14°.

En 1951 les mesures hydrologiques effectuées à bord du *Professeur-Lacaze-Duthiers* nous ont montré dans la région de Banyuls la constance, pendant l'été, de la couche supérieure chaude à 20° et plus ; cela confirme encore le caractère anormal du phénomène du 21 août 1950 qui a conduit à l'élimination complète de la couche chaude en baie de Banyuls.

4. — Croissance des jeunes *Mullus barbatus*. — Les mensurations des lots pris soit à la senne, soit au chalut, nous ont permis de retracer

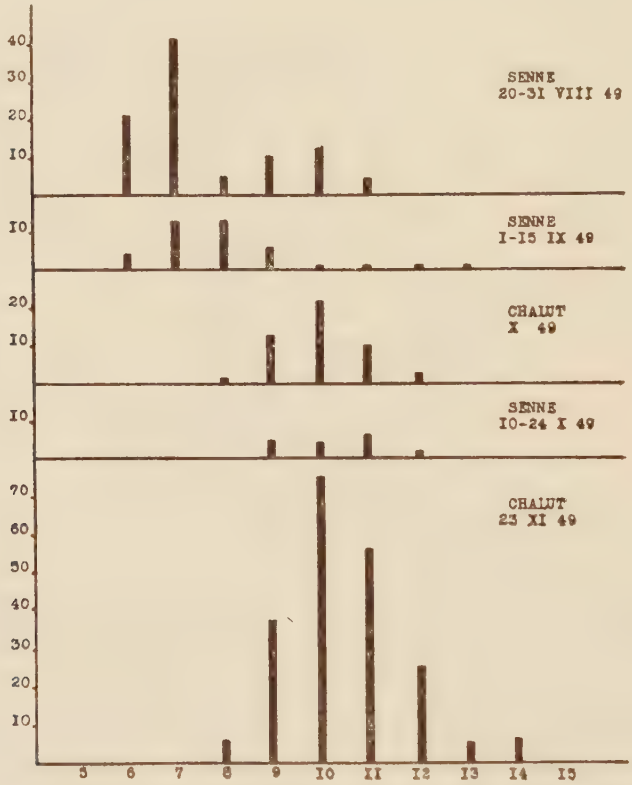


Fig. 13. — *Mullus barbatus* (en abscisses, longueur en cm. ; en ordonnées, nombre d'individus).

la croissance des jeunes, depuis leur arrivée sur les petits fonds jusqu'à l'arrêt de leur croissance, à l'automne, lorsqu'ils sont parvenus sur les fonds vaseux de la baie (la longueur totale est comptée du bout du museau au milieu de la ligne joignant les deux lobes de la caudale).

Dans la figure 13 nous avons réuni les données relatives à l'année 1949. Nous voyons, en août, le mode à 7 cm (nous faisons abstraction

du second mode à 10 cm ne pouvant affirmer s'il est dû à un accident d'échantillonnage ou à une ponte partielle plus précoce). Dans la première quinzaine de septembre la taille moyenne est passée entre 7 et 8 cm. En octobre, dans les prises au chalut, elle s'est beaucoup déplacée et se trouve à 10 cm. Les prises à la senne, insuffisantes, fournissent des indi-

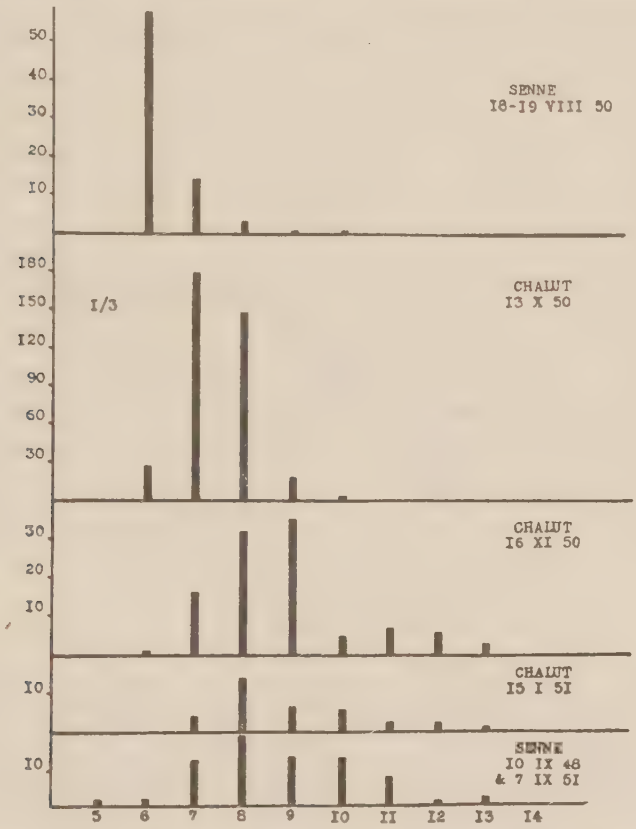


FIG. 14. — *Mullus barbatus* (en abscisses, longueur en cm. ; en ordonnées, nombre d'individus).

vidus se répartissant de 9 à 12 cm. Enfin la capture au chalut de fin novembre montre un mode à 10 cm : cela indique que la croissance est très réduite entre octobre et fin novembre.

L'ensemble des lots du 10 septembre 1948 et 7 septembre 1951 (fig. 14), avec une longueur moyenne entre 8 et 9 cm, traduit une croissance du même ordre que celle de 1949. Sur cette même figure les prises à la senne d'août 1950 montrent un mode net à 6 cm, ce qui marque un retard de croissance sur les jeunes de 1949, peut-être attribuable à une ponte plus

tardive. En octobre, la différence au lieu de s'être atténuée, s'est au contraire aggravée et le mode est à 7 cm seulement, la moyenne se trouvant entre 7 et 8 cm. Mais la croissance se poursuit plus tard qu'en 1949 : au 16 novembre 1950 la moyenne est entre 8 et 9 cm et le lot du 15 janvier 1951, avec une taille moyenne également entre 8 et 9 cm, confirme cette croissance tardive.

Par conséquent, en 1950, la croissance des jeunes *M. barbatus* a

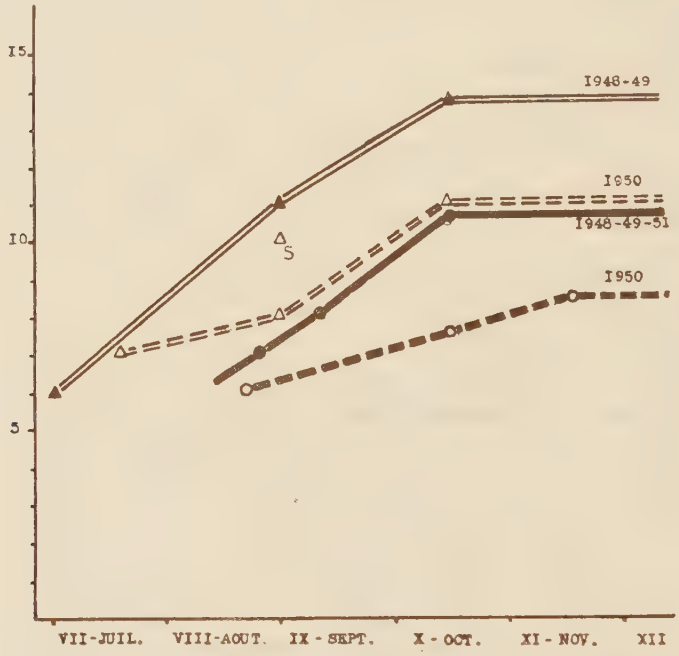


Fig. 15. — Croissance des jeunes *M. surmuletus* (en trait double) et des jeunes *M. barbatus* (en trait plein). En abscisses les mois ; en ordonnées, la taille moyenne en cm. S = Senne 1950.

montré un retard important par rapport aux années précédentes 1949 et 1948. La figure 15, où ont été reportées en abscisses les dates et en ordonnées les tailles moyennes des lots, illustre encore mieux cette différence.

5. Croissance des jeunes *Mullus surmuletus*. — Les premier *M. surmuletus* apparaissent, mesurant environ 6 cm, vers la fin de juin. Fin août et début septembre (données de 1949 et 1948 réunies) leur taille moyenne est déjà de 11 cm. Enfin les individus pris au chalut, d'octobre au début de décembre, possèdent une taille moyenne de 13

à 15 cm. Les individus pris à la senne à cette époque ont des tailles équivalentes. Ces données reportées dans le graphique de la figure 15 fournissent la courbe de croissance de *M. surmuletus*. Nous voyons que la croissance de cette espèce apparaît un peu plus rapide que celle de *M. barbatus*.

En 1950 les lots de *M. surmuletus* pris à la senne en juin et juillet ont des modes rentrant de façon satisfaisante dans la courbe tracée. Avec les individus pris au chalut et ayant effectué la migration anticipée anormale dont nous avons parlé, il en va tout autrement : la moyenne de l'ensemblé des individus se tient bien au-dessous de la valeur qui aurait été normale, 8 cm au lieu de 11 cm. Cette différence se retrouve dans la moyenne des individus pris au chalut en octobre et novembre 1950 qui est de l'ordre de 11 cm au lieu de 13 à 15 cm. Un fait remarquable c'est que les jeunes *M. surmuletus* pris en fin août et début septembre au bord de la côte, à la senne, accusent une moyenne de 10 cm c'est-à-dire seulement un léger retard sur la croissance normale.

En définitive, il existe une différence dans la taille atteinte à la fin de l'automne par les deux *Mullus*. Cette différence n'est attribuable qu'en partie à une croissance plus rapide ; elle est imputable également à la ponte plus précoce des *M. surmuletus*.

B. — Les Mullus à partir du premier hiver.

1. Les Écailles. — Nous avons utilisé les écailles pour étudier la croissance des *Mullus* à partir de leur premier hiver. Ces écailles, du type cténoïde (fig. 16), présentent un champ apparent postérieur à plusieurs rangées de spinules, et un champ antérieur, caché par les autres écailles, portant de très nombreuses crêtes, parallèles grossièrement au bord antérieur puis aux bords latéraux. Trois ou quatre sillons, prenant leur origine à la limite des deux champs, s'étendent radialement vers l'avant et aboutissent, au bord antérieur, à autant d'encoches.

D'après Lo Bianco, l'écaille se forme chez le jeune *Mullus* encore pélagique et les dessins de Lo Bianco montrent très nettement que la partie la plus anciennement formée, c'est-à-dire le centre de formation de l'écaille, se trouve légèrement en deçà de l'origine des sillons radiaux. Ce centre reste souvent visible, entouré de cercles concentriques.

Pendant la croissance de l'écaille, les crêtes se forment parallèlement au bord de l'écaille, en épousant les dentelures. Pendant l'hiver la croissance s'arrête et, lors de la reprise de la croissance, les nouvelles crêtes sont en discordance avec les

anciennes. Il se produit ainsi un anneau bien visible à un faible grossissement, qui marque donc la taille de l'écaille à l'arrêt hivernal. Le nombre des écailles étant fixe pour chaque individu, elles doivent, pour continuer à recouvrir le corps, croître de façon à peu près porportionnelle à celui-ci. Connaissant les tailles actuelles du corps et de l'écaille, et la taille de l'écaille à l'arrêt hivernal, marqué par la discontinuité des crêtes, il est possible de calculer la taille du poisson lors de cet arrêt.

Voici très brièvement rappelés les principes qui servent et ont servi sur une grande échelle à l'étude de la croissance de très nombreux Téléostéens marins et d'eau douce. Mais insistons sur ce que ces déterminations de l'âge par les écailles doivent, dans toute la mesure du possible, être étayées par les données obtenues par d'autres méthodes afin d'être satisfaisantes ; les arrêts de croissance et les anneaux ne sont pas toujours dus à un arrêt hivernal de croissance, et, si les écailles grandissent en suivant l'accroissement de la partie du corps qu'elles couvrent, la croissance de cette partie même peut être différente de celle de l'ensemble du corps.

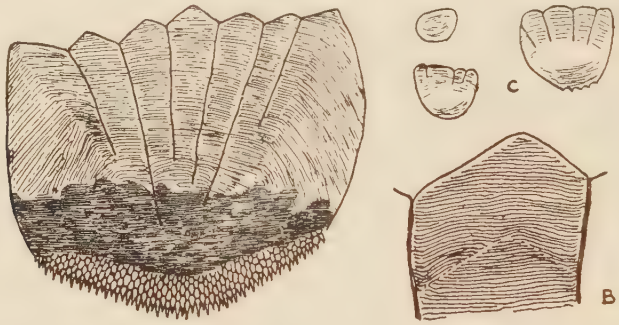


FIG. 16. — A. Écaille de *Mullus barbatus* prélevée au-dessous de la ligne latérale.
B. Détail d'un anneau d'hiver typique.
C. Écailles de jeunes *Mullus barbatus* de 24 mm., 38 mm. et environ 50 mm. (d'après LO BIANCO).

P. DESBROSSES (1935) étudiant les *M. surmuletus* du Golfe de Gascogne était arrivé à lire facilement les écailles d'à peu près tous les individus examinés. A Banyuls, nos lectures pour les *M. barbatus* se sont montrées pour la plupart faciles. Les écailles de *M. surmuletus* ont soulevé plus de difficultés et un petit nombre ont dû être laissées de côté. Par contre CASTELNUOVO, étudiant les écailles des deux espèces au sud de la Sicile, a conclu à l'impossibilité d'une étude de la croissance des *Mullus* par ce moyen. ANDREU et RODRIGUEZ-RODA (1951) ont également indiqué que la lecture des écailles était impossible ou difficile à Castellon, station située en Espagne à moins de 300 kilomètres au Sud de Banyuls.

Nous avons pu vérifier ce fait nous même sur des écailles de *Mullus barbatus* de Castellon qui nous ont été obligeamment envoyées par le Dr ANDREU : pour

une femelle de 163 mm (capturée en janvier) nous avons trouvé un anneau très net ; pour une femelle de 197 mm (janvier) au lieu d'anneau une zone perturbée très difficilement visible. A un mâle de 203 mm (capturé en mars) nous avons pu attribuer 7 années mais si les derniers anneaux étaient nets les premiers et encore plus le premier, se présentaient sous forme de zones perturbées.

Les conditions de croissance pour les *Mullus* varient donc depuis la Méditerranée septentrionale jusqu'à la Méditerranée méridionale, l'arrêt hivernal et sa traduction sur l'écaille diminuant d'intensité du Nord au Sud. Il y a là un phénomène analogue à celui existant pour la sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) dont les écailles, de lecture relativement facile dans le Golfe du Lion (Fage, 1913), ne sont plus lisibles que dans une proportion de 30 % dans la région de Castellon (Andreu, Rodriguez-Roda et Larrañeta, 1950), et demandent, en Algérie, l'emploi de techniques spéciales (Murat, 1935).

Comme dans les Sardines étudiées par L. Fage nous avons trouvé des anomalies dans les anneaux présentés par les écailles : doublement ou triplement des anneaux traduisant une ou deux reprises de croissance suivies d'arrêts, provoquées sans doute par des réchauffements temporaires avec chutes ultérieures de la température ; demi-anneaux que nous attribuons à un arrachement partiel de l'écaille restée cependant dans sa poche dermique, causé sans doute par un filet.

Les écailles sont prélevées autant que possible toujours dans la même région, sur le flanc, en dessous de la première dorsale. Les écailles de la ligne latérale, peu commodes pour la détermination des dimensions des différents anneaux, sont cependant précieuses car elles résistent le plus souvent les dernières à l'arrachement par les filets. Les écailles sont collées sur lame (colle composée de moitié albumine et moitié glycérine et meilleure après un certain vieillissement). Les mensurations sur l'écaille sont faites à un faible grossissement, au micromètre oculaire, à partir du centre de formation de l'écaille.

2. Croissance des *Mullus barbatus*. — En 1948 nous avons publié les résultats d'un certain nombre de déterminations faites en utilisant les écailles de *M. barbatus* des deux sexes. Si nous n'avons pas effectué de nouvelles séries de déterminations nous avons, au cours de nombreuses vérifications, toujours trouvé que le nombre d'anneaux, et donc l'âge, s'accordait avec nos chiffres. Nous les reproduisons dans le tableau I.

Entre les mâles et les femelles il existe une différence de croissance très importante, les femelles ayant une croissance plus rapide.

Si nous ne donnons de chiffres que jusqu'à la L4, nous devons ajouter que pour les mâles et pour les femelles, 20 cm et 25 cm sont respectivement des tailles limites, rarement atteintes et dépassées : nous le notions

déjà en 1948 et nos observations n'ont fait, depuis lors, que confirmer cette conclusion. Pratiquement, au-dessus de 20 cm, tous les *M. barbatus* sont des femelles.

TABLEAU I

	L1	L2	L3	L4
Femelles				
Nombre étudié.....	32	30	28	20
Valeurs extrêmes....	9,0-15,0	14,0-20,0	17,5-22,0	19,0-23,5
Moyenne (cm).....	12,0	17,6	20,0	21,2
Mâles				
Nombre étudié.....	37	30	25	13
Valeurs extrêmes....	6,0-12,7	13,5-16,0	15,5-18,2	16,5-19,4
Moyenne (cm).....	9,8	14,8	16,4	17,6

De l'examen du tableau précédent il ressort que la différence de croissance entre femelles et mâles s'établit dès le premier hiver. Nous

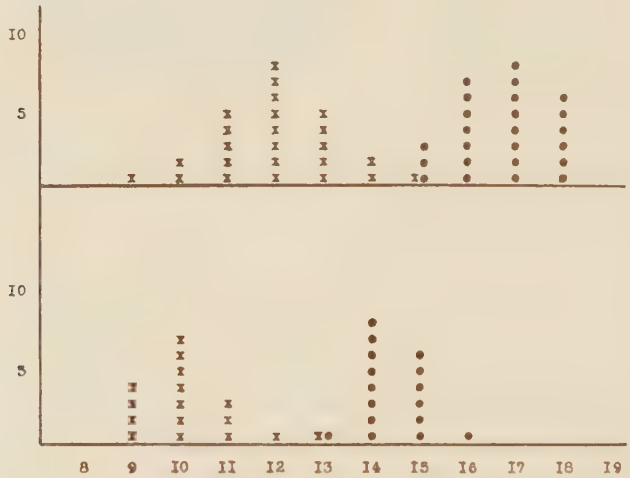


FIG. 17. — *Mullus barbatus* (novembre 1950). Longueurs au premier anneau (croix) et longueurs totales (points). En haut, femelles ; en bas, mâles. En abscisses, longueurs en cm. ; en ordonnées, nombre d'individus.

nous sommes attachés à vérifier cette différence précoce. C'est ainsi que sur un lot de 24 femelles et de 16 mâles pris au chalut en novembre 1950, nous avons déterminé la L1 (figure 17). Les différentes L1 sont marquées

par des croix, les longueurs des différents individus par des points. Un mode très net se trouve pour les L1 des femelles à 12 cm et un autre pour les mâles à 10 cm : cela vérifie déjà nos résultats précédents.

Les mensurations directes nous donnent une autre confirmation : les données de février et mars 1950 marquent une nette différence entre mâles et femelles nés en 1949. Cette différence se retrouve dans le lot du 23 novembre 1949 où elle se montre moins importante (mode à 11 cm pour les femelles, à 10 cm pour les mâles) mais où la grande disproportion numérique des femelles laisse supposer que seule une partie du stock de celles-ci a été atteinte par le coup de chalut.

En définitive la différence de croissance entre les deux sexes, dans les *Mullus barbatus*, s'établit dès le premier hiver.

Les courbes de fréquence obtenues par mensurations nous ont permis également de vérifier les résultats obtenus pour la L2 à l'aide des écailles. C'est ainsi qu'au cours de l'année 1950 elles nous permettent de suivre la croissance des mâles (fig. 18) : au début de juillet le mode de ceux-ci est déjà à 13 cm avec une dissymétrie vers 14 cm ; au début de septembre les individus de 14 cm dominent ; enfin en octobre et novembre les individus de 15 cm sont presque aussi nombreux que ceux de 14 cm ; en 1949 le lot du 18 novembre confirme ce résultat. Nous pouvons donc conclure que pour les *M. barbatus* la L1 est égale à 10 cm (en année normale) et la L2 à 14 cm 5. Il y a donc bon accord entre les données fournies par les mensurations et celles fournies par les écailles : ceci nous autorise à considérer comme valables les déterminations de L3 et L4 faites à l'aide de ces dernières seulement.

Nous donnerons comme représentant les diverses étapes de la croissance des mâles de *M. barbatus* les chiffres suivants :

L1	L2	L3	L4	Ll
—	—	—	—	
10,0 cm	14,5 cm	16,5 cm	17,5 cm	20,0 cm

Ll étant la taille limite, plafond atteint par les vieux individus, à croissance forte, et rarement dépassé.

Pour les femelles nous avons moins de données, mais l'ensemble des prises d'octobre à janvier 1951 (fig. 18) nous montre cependant un mode à 17 cm. Cette valeur est un peu au-dessous de la L2 déterminée par les écailles, à savoir 17,6 cm. Mais il n'est pas sûr que ces prises correspondent à tous les individus dans leur deuxième hiver ; il est très

probable qu'elles soient tronquées vers les tailles supérieures : en effet les *Mullus* se répartissent en profondeur suivant leur taille, comme l'a démontré P. Desbrosses, et comme nous avons pu également le constater nous-mêmes. Si dans le cas des mâles la prise de femelles de taille

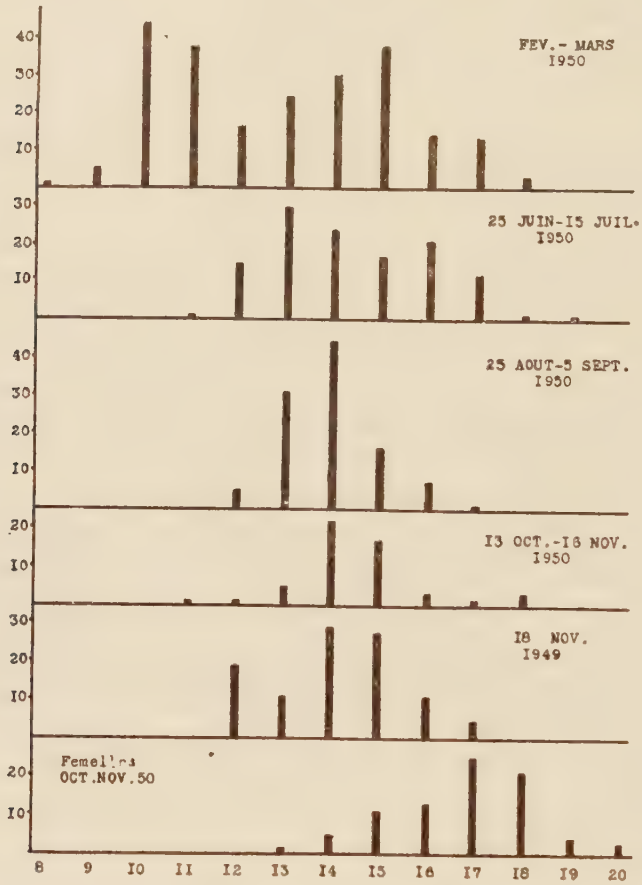


Fig. 18. — Mensurations des *Mullus barbatus* mâles et des femelles d'octobre et novembre 1950 ; abscisses en cm.

supérieure dans la même pêche nous garantit contre les erreurs de cet ordre, nous n'avons pas ce contrôle pour les femelles. En conséquence nous estimons donc que la courbe des mensurations des femelles confirme l'ordre de grandeur de la L2 déterminée par les écailles, et nous adopterons pour celle-ci 17,5 cm. Nous donnerons pour représenter la croissance des femelles de *M. barbatus* les chiffres moyens suivants :

L1	L2	L3	L4	Ll
12,0 cm	17,5 cm	20,0 cm	21,2 cm	25 cm

3. Croissance des *Mullus surmuletus*. — Nous avons déjà signalé que les écailles devenaient impossibles à lire en Méditerranée méridionale et moyenne d'après Castelnuovo et Andreu. A Banyuls, si les écailles de *M. barbatus* ne présentent aucune difficulté, celles de *M. surmuletus* sont plus difficiles à interpréter. Si nous examinons les écailles d'individus de *M. surmuletus* pris en mai et juin et ayant, par conséquent, au moins une année d'existence, nous constatons qu'à côté d'individus présentant des écailles à anneau très net, il en existe certains qui montrent sur leurs écailles un anneau dédoublé ou remplacé par trois lignes très rapprochées. D'autres ne présentent qu'un certain nombre d'anneaux peu nets et rapprochés, formant une petite zone annulaire perturbée sur l'écaille. Enfin dans certains cas, il est impossible, même à l'examen le plus approfondi de déceler une trace quelconque de perturbation sur l'écaille dont les crêtes sont régulièrement réparties, sans discontinuité. Par conséquent, certains *M. surmuletus* sont capables de passer un hiver dans la région de Banyuls sans enregistrer de discontinuité sur leurs écailles, alors que d'autres marquent très nettement un arrêt de croissance hivernal. Tous les individus de la même classe ne se comportent donc pas de même et il est difficile d'apprécier, dans l'état actuel de nos connaissances, les facteurs qui interviennent pour provoquer cette différence de comportement des individus : est-ce la différence d'habitat, la différence des niveaux où se trouvent les individus pendant l'hiver et la différence des conditions écologiques en découlant qui interviennent ; ou est-ce un facteur intrinsèque à l'individu qui est en cause, ce facteur pouvant peut-être même alors conditionner l'habitat. Ou bien est-ce simplement que les individus les plus petits peuvent passer l'hiver sans marquer d'arrêt, comme cela se produit, d'après L. Fage, pour la sardine du golfe du Lion.

Quelle qu'en soit la cause, ce défaut du premier anneau dans certains *M. surmuletus* est un inconvénient pour la détermination de l'âge puisque ces individus montreront une L1 très forte qui sera en réalité une L2. Sur la figure 19 nous voyons, par exemple, dans les individus de la classe 1949, cinq individus à Ll égale à 19 ou 20 cm qui sont manifestement des individus nés en 1947 mais n'ayant marqué aucun arrêt de croissance notable dans l'hiver 1947-48.

Sur cette figure nous avons rassemblé les données obtenues pour la L1 des trois classes 1947, 1948, 1949, sans distinction de sexe : dans la classe de 1947 la moyenne s'établit aux environs de 13 cm, dans la classe 1948 entre 13 et 14 cm, compte non tenu des individus à LI élevée dont nous venons de parler.

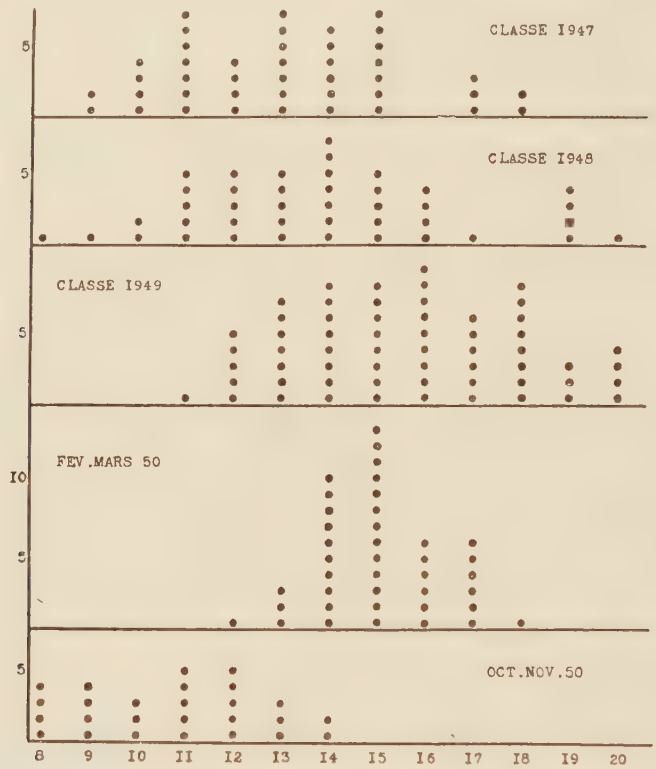


FIG. 19. — *Mullus surmuletus* ; longueur au premier anneau (LI) pour les classes 1947, 1948 et 1949 et mensurations de 1950. En abscisses, longueur en cm.; en ordonnées, nombre d'individus.

La classe 1949 apparaît par contre avoir une moyenne supérieure, aux environs de 15 cm (en ne tenant pas compte des individus à L1 de 20 cm. pour les raisons indiquées ci-dessus). Cette moyenne est confirmée par la courbe de fréquence fournie par les mensurations de février et mars 1950, dont le mode est à 15 cm.

Nous avons enfin fait figurer, sur cette même figure, les mensurations des individus d'octobre et novembre 1950, pour montrer le retard important de croissance de la classe 1950 dont nous avons déjà parlé précédemment.

Existe-t-il, comme pour les *M. barbatus*, une différence de croissance entre mâles et femelles dès le premier repos hivernal ? Les données réunies des classes 1947 et 1948, ne montrent pas de façon évidente une telle différence. Par contre la classe 1949 accuse une différence en faveur des femelles. Nous retrouvons ici le même phénomène que pour les *M. surmuletus* de l'Atlantique, où P. Desbrosses trouve une différence entre les deux sexes variable suivant les années.

Nous pouvons admettre que dans les années de croissance moyenne comme 1947 et 1948 il n'existe pratiquement pas de différence de croissance entre mâles et femelles : ce n'est que lorsque la croissance est supérieure à la moyenne que la différence se manifeste.

En définitive nous adopterons comme représentant la taille au premier hiver 13,5 cm pour les deux sexes. Avec les déterminations faites pour L2 et L3 à l'aide des écailles, nous avons alors le tableau II, donnant la marche de la croissance dans les *M. surmuletus* méditerranéens :

Tableau II

	L1	L2	L3
Femelles			
Nombre étudié	n	34	6
Valeurs extrêmes.....	8,5-18,5	17,0-27,0	23,0-29,2
Moyenne (cm).....	13,5	22,0	27,0
Mâles			
Nombre étudié.....	n	31	12
Valeurs extrêmes.....	8,5-18,5	16,5-23,0	19,5-26,5
Moyenne (cm).....	13,5	19,0	22,5

Notons ici une particularité curieuse de la répartition des *Mullus surmuletus* : parmi les individus pris aux filets fixes en mai-juin, après la ponte, par 10 à 30 mètres de fond dans les zones rocheuses, nous avons seulement noté 2 ou 3 mâles sur environ 70 individus examinés en deux ans. Par contre, aux mêmes mois, le chalut rapporte surtout des individus mâles, capturés par des profondeurs de l'ordre de 20 à 30 mètres, sur des fonds sableux et vaseux : il semble donc exister alors une ségrégation des sexes, indépendante de la profondeur, qui serait intéressante à préciser.

4. Croissance en poids des *Mullus*. — Nous avons reporté en coordonnées logarithmiques la longueur et le poids total de nombreux individus de *Mullus barbatus* et *surmuletus* (fig. 20). Les points représentatifs

s'ordonnent strictement sur une droite à forte pente, ce qui correspond à une relation d'allométrie entre le poids et la longueur du type $y = bx^{\alpha}$: la détermination donne pour les jeunes $\alpha = 3{,}13$ tandis que pour les individus adultes $\alpha = 3{,}24$. Il n'y a donc pas de différence importante dans la relation poids-longueur, au cours de la croissance. Pour les *M. barbatus* en repos sexuel ou en activité il n'apparaît pas

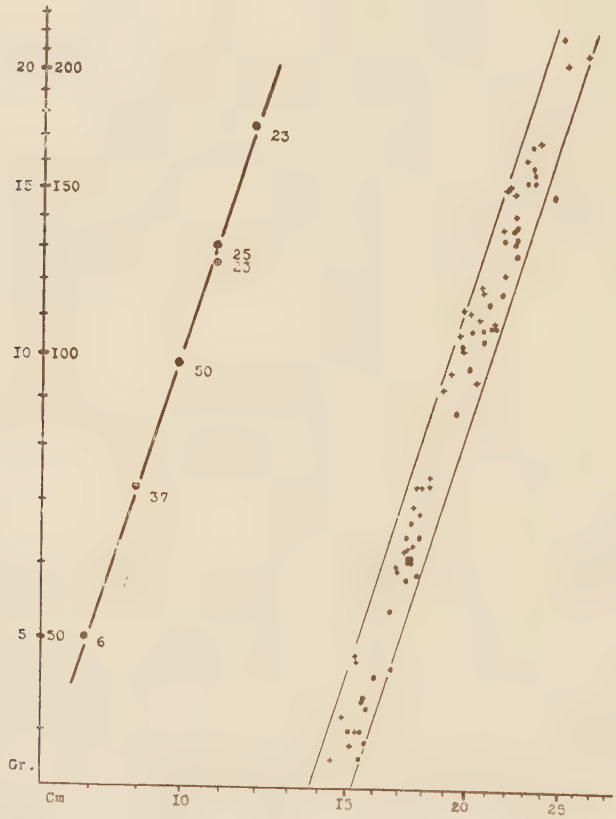


FIG. 20. — Relations Longueur/Poids dans les *Mullus*. A gauche, *M. barbatus* jeunes (à côté de chaque point le nombre d'individus utilisés pour sa détermination). A droite, femelles au repos sexuel : *M. barbatus*, points, *M. surmuletus*, croix. Coordonnées logarithmiques.

non plus de différence notable. Par contre, entre les deux espèces, existe une légère différence de poids, à longueur égale les *M. surmuletus* étant généralement plus lourds que les *M. barbatus*.

5. DISCUSSION DES RÉSULTATS. — Si CASTELNUOVO (1936) n'est arrivé à aucun résultat dans l'étude des écailles des *Mullus* du sud de la Sicile,

en 1940, Borissenko, dans la Mer Noire, a trouvé des anneaux discernables sur les écailles et étudié ainsi un certain nombre d'individus. Malheureusement il n'a pas précisé le sexe, ce qui, nous l'avons vu, est indispensable, étant donné la grande différence de croissance entre mâles et femelles. D'après ses résultats, les jeunes *Mullus barbatus* mesureraient au premier hiver 9 cm en moyenne, et, au deuxième hiver, 11 à 12 cm, ce qui correspondrait à une croissance encore plus faible que celle présentée par les mâles de *M. barbatus*.

Plus récemment, Scaccini (1947), travaillant à Fano dans le Nord de l'Adriatique, a publié des données sur la croissance de *Mullus barbatus* obtenues par lecture des écailles.

Nous reproduisons ses chiffres (valeurs extrêmes et moyennes en cm) dans le tableau III.

Tableau III

L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8
			Femelles				
8,5-17	15-24	19-27	20,5-29	23-29,5	24,5-30,5	26-31	27-31
12,7	20,3	23,9	25,9	27,0	27,9	28,7	29,3
			Mâles				
8,5-16.5	14,5-21	17-23,5	19,5-25	20-26	21,5-27,5	23-27,5	25-26
12,6	17,5	20,4	22,3	23,3	24,2	24,9	25,5

Il existe entre les résultats de Scaccini et les nôtres une différence importante ; les mâles, en Adriatique, montrant une croissance semblable à celle des femelles que nous avons étudiées à Banyuls. D'après le texte de Scaccini il semble bien que ces chiffres s'appliquent au *Mullus barbatus* (Triglia di fango), mais il reste à savoir si l'auteur n'a pas fait erreur dans la séparation des *M. barbatus* et des *M. surmuletus* manquant des critères sûrs de discrimination que nous avons établis. Ses résultats qui, s'ils étaient vérifiés, amèneraient à accorder aux *Mullus barbatus* une croissance nettement plus forte en Adriatique que dans le Golfe du Lion, doivent donc être acceptés avec réserve [1].

1. Grâce à l'obligeance du Dr R. Muzinic nous avons pu examiner des écailles provenant de *M. barbatus* de l'Adriatique, des environs de Split. Ces *M. barbatus* déterminés comme tels suivant nos critères, ne nous ont pas montré, au premier examen, de différence sensible avec les individus de Banyuls en ce qui concerne la croissance. Les résultats définitifs seront publiés ultérieurement.

P. Desbrosses est arrivé aux résultats indiqués dans le tableau IV pour la croissance du *M. surmuletus* du Golfe de Gascogne :

Tableau IV

	L1	L2	L3	L4	L5
Femelles					
Valeurs extrêmes.....	7,5-19,5	17-29	20,5-33,5	24,5-37	27,5-39
Moyenne (en cm).....	13,24	22,55	27,30	30,83	33,36
Mâles					
Valeurs extrêmes.....	8-18	15,5-25,5	18,5-28,5	21,5-30	23,5-31,5
Moyenne (en cm).....	13,08	19,69	23,30	26,25	27,97

Si nous comparons avec nos résultats pour *M. surmuletus* nous voyons donc que, jusqu'au troisième hiver, il n'y a pratiquement que très peu de différence entre les individus de l'Atlantique et ceux de la Méditerranée.

Entre les deux espèces de Méditerranée existe par contre une différence importante de croissance au désavantage de *M. barbatus* (tableau V).

Tableau V

	L1	L2	L3 en cm
Femelles			
M. surmuletus.....	13,5	22,0	27,0
M. barbatus.....	12,0	17,5	20,0
Mâles			
M. surmuletus.....	13,5	19,0	22,5
M. barbatus.....	10,0	14,5	16,5

Il est curieux de constater, qu'à l'intérieur de chaque espèce, la réduction de taille du mâle par rapport à la femelle est du même ordre (tableau VI).

Tableau VI

M. sumuletus.....	L2 86 %	L3 83 %		
M. barbatus.....	L2 83 %	L3 82 %	L4 82 %	L1 80 %

Si nous considérons, non plus les longueurs, mais les poids, la différence de croissance entre les deux espèces est encore plus frappante (tableau VII).

TABLEAU VII

	L1	L2	L3
Femelles			
M. surmuletus	28 gr	135 gr	270 gr
M. barbatus	19 gr	60 gr	95 gr
Mâles			
M. surmuletus	28 gr	85 gr	145 gr
M. barbatus	11 gr	34 gr	50 gr

Ceci nous permet de saisir, sinon une des causes profondes, du moins une des modalités de la pauvreté des fonds de la Méditerranée, notée par beaucoup d'auteurs et particulièrement accentuée dans le cas des prises des chalutiers (BOUGIS, 1951). Alors qu'en Atlantique *M. barbatus* est peu abondant et que les prises en Rougets sont constituées à peu près uniquement par les *M. surmuletus*, en Méditerranée c'est *M. barbatus* qui est, par excellence, le poisson de chalut, et il forme une part importante de la pêche : si nous supposons un chalutier capturant un même nombre de *Mullus* du même âge en Atlantique et en Méditerranée, dans cette dernière mer le poids total capturé ne sera que la moitié du poids total pris en Atlantique, s'il s'agit d'individus de deux hivers, et le tiers seulement si les individus sont âgés de trois hivers.

CHAPITRE III

LES GONADES ET LEUR CYCLE

1. — Les Gonades avant la maturité.

Chez les jeunes *Mullus* venant d'arriver à la côte les gonades sont encore extrêmement réduites, leur pesée précise est difficile et le Rapport gonosomatique, très faible, difficilement déterminable ; il est impossible de distinguer le sexe à l'œil nu.

Le Rapport gonosomatique, en abrégé R. G. S., est égal à 100 fois le poids des gonades divisé par le poids total du corps, et exprime donc le poids des gonades en pourcentage du poids du corps. Nous verrons à propos du Rapport hépatosomatique la précision et la valeur des mesures telles que nous les effectuons.

Avec l'augmentation de taille, ovaires et testicules deviennent plus faciles à distinguer : en octobre, sauf dans les individus les plus petits, on reconnaît déjà les femelles à leurs glandes renflées, à section arrondie ; si certains mâles possèdent encore des testicules en cordons, d'autres, plus évolués, montrent des glandes aplaties, plus ou moins lobées. Le R. G. S. est maintenant facilement déterminable, mais très bas ; à peu près identique dans les deux sexes, il montre une légère différence entre les deux espèces : alors que dans le *M. surmuletus* il oscille de 0,05 à 0,2, dans *M. barbatus* il peut atteindre 0,3. Histologiquement il n'apparaît pas de différences sensibles : chez les femelles on trouve des oocytes à cytoplasme foncé et noyau à nucléoles périphériques, les plus gros de ces oocytes ayant sensiblement le même diamètre dans les deux espèces. Les mâles des deux espèces sont également au même stade. Quant à la migration en profondeur elle n'accélère pas le développement des glandes génitales : la comparaison des R. G. S. de jeunes *M. surmuletus* pris à la senne et pris au chalut ne montre aucune différence ; s'il apparaît histologiquement une légère différence dans les *M. barbatus* femelles c'est plutôt au désavantage des individus migrés, dont les oocytes les plus grands ont un diamètre moyen inférieur à celui des oocytes des individus pris à la senne.

2. — L'âge de la première maturité.

P. Desbrosses (1925), pour les *M. surmuletus* de l'Atlantique, est arrivé aux conclusions suivantes : « la première maturité sexuelle s'effectue à deux ans, à une taille supérieure à 16,5 cm chez les mâles, et à 18 cm chez les femelles. Cependant, un petit nombre de Rougets, qui ont une taille supérieure à la moyenne, arrivent à maturité à un an : en 1933, 4 ♀ et 18 ♂ pour cent ; en 1934 et 1935 aucune ♀ et 18 à 19 ♂ pour cent ; ces mâles mesuraient de 15 à 17 cm ; malgré cela on rencontre des immatures d'un an jusqu'à une taille de 16,5 cm ».

Nos observations sur *M. surmuletus*, dans la région de Banyuls, nous ont montré que pour un certain nombre d'individus la maturité pouvait se produire dès la première année, mais avec des tailles limites inférieures

à celles trouvées par P. Desbrosses pour l'Atlantique, environ 16 cm pour les ♀ et 15 cm pour les ♂. Nous n'avons pu établir de pourcentage valable, le nombre d'individus observés n'étant pas suffisant. Etant donné qu'entre le premier et le deuxième hiver la croissance est semblable en Atlantique et en Méditerranée, ce pourcentage d'individus mûrs à un an est évidemment plus fort en Méditerranée puisque la taille marquant la limite est abaissée, tout en étant loin de représenter la totalité des individus d'un an.

Pour les *M. barbatus* il en va tout autrement : c'est la grande majorité des individus qui mûrit au bout de la première année et le pourcentage des individus immatures dans les lots étudiés en mai, juin et juillet ne dépasse pas 20 %. Des *M. barbatus* femelles de 13 à 14 cm. et des mâles de 11 à 12 cm sont déjà aptes à se reproduire.

Il faut rapprocher de ces conclusions les résultats obtenus par Scaccini (1947) sur les *M. barbatus* de l'Adriatique, dans la région de Fano : les individus possédant des gonades mûres ne sont jamais longs de moins de 14 cm pour les mâles et de 16 cm pour les femelles ; les mâles mûrs à un an sont rares et la maturité chez les mâles, aussi bien que chez les femelles a lieu la deuxième année. S'il s'avérait que les résultats de Scaccini sur la croissance des *Mullus* s'appliquent bien au *M. barbatus*, il y aurait là une corrélation des plus intéressantes entre la croissance et la puberté.

3. — Cycle sexuel des M. barbatus femelles.

Dans le cycle sexuel des femelles de *M. barbatus*, que nous considèrerons d'abord, il est possible de distinguer quatre phases que nous suivrons successivement : 1° la phase d'accroissement lent ; 2° la phase de maturation ; 3° la ponte ; 4° la phase de restauration.

a) Phase d'accroissement lent. — En octobre et novembre, les ovaires des *M. barbatus* se présentent comme des masses ovoïdes rosées ou rouges ; le R. G. S. est à son minimum et, pour les individus pesant de 40 à 60 grammes, il varie de 0,4 à 0,9, la moyenne se tenant aux environs de 0,65 (fig. 21).

Dans ce qui suit nous nous refèrerons uniquement à la catégorie de *M. barbatus* pesant de 40 à 60 grammes, le R. G. S. dépendant dans une certaine mesure, ainsi que nous le verrons ensuite, du poids de l'individu.

Histologiquement ces ovaires apparaissent, à un faible grossissement, comme constitués de façon homogène par de nombreux oocytes à cytoplasme foncé et à noyau bordé de nucléoles périphériques (coloration à l'hémalun-éosine). A un

grossissement plus fort on observe en outre de nombreux petits oocytes à cytoplasme clair, répartis entre les précédents (fig. 22-1).

Cette phase, qui est pratiquement une phase de repos sexuel, se poursuit pendant les mois d'hiver avec seulement une légère augmentation du R. G. S. qui s'élève à 1,00 en février, et dépasse cette valeur en mars.

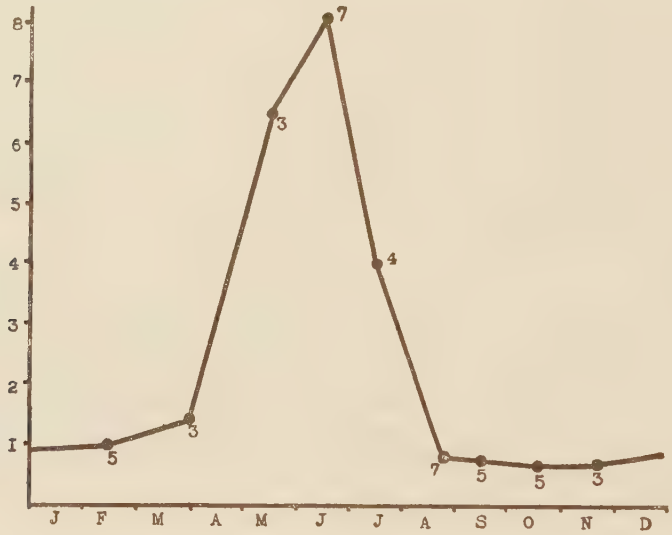


FIG. 21. — R. G. S. des *M. barbatus* femelles de 40 à 60 gr. En abscisses, mois ; en ordonnées, R. G. S. Pour chaque point est indiqué le nombre d'individus ayant servi à le déterminer.

b) PHASE DE MATURATION. — En fin mars et début avril se déclenche la maturation. Elle commence plus ou moins tôt suivant les individus, et les valeurs du R. G. S., jusque là groupées, s'échelonnent.

Parmi les oocytes à cytoplasme foncé, un certain nombre s'accroissent : leur cytoplasme devient plus clair, moins homogène, montrant des vacuoles (étape vacuolaire de V. MARZA (1938) pour lequel ces vacuoles sont réelles ; pour WHEELER (1924) ce sont des artéfacts correspondant probablement à des globules d'huile).

L'accumulation du vitellus s'effectue rapidement et les oocytes en deviennent littéralement gorgés ; leur paroi s'épaissit (zona radiata), leur noyau est encore bien visible avec ses nucléoles (fig. 22-2 et 3). A ce stade du développement les oocytes apparaissent comme autant de points blancs visibles par transparence à la surface de l'ovaire, ainsi que l'ont noté WHEELER (1924) pour *Pleuronectes limanda* L. et HICKLING (1930) pour *Merluccius merluccius* L.

A cet aspect pointillé de blanc de l'ovaire correspond déjà un R. G. S. élevé allant de 2 à 5 %.

Le dernier stade de la maturation consiste dans la liquéfaction du vitellus : le volume de l'œuf augmente considérablement, le noyau devient invisible, la paroi très épaisse, les cellules du follicule très aplaties (fig. 22-3). A ce stade les œufs sont prêts à l'expulsion et apparaissent

Fig. 22. — Différentes phases de l'ovaire des *Mullus*. × 100.

comme des grains translucides : l'ovaire présente donc à ce dernier stade de la maturation des grains et des plages translucides sur un fond pointillé de blanc. Le R. G. S. est à son maximum, atteignant de 5 à 9 % (individus de 40 à 60 gr.).

c) La ponte. — C'est une fois ce stade réalisé que se produit la ponte. L'œuf, après la liquéfaction et la fusion des grains de vitellus n'est cepen-

dant pas arrivé au terme de sa maturation contrairement à ce que l'on pourrait penser : en effet les mensurations à ce stade donnent un diamètre variant de 0,3 à 0,5 mm, alors que le diamètre des œufs de *Mullus*, une fois émis, s'échelonne de 0,8 à 1,0 mm. La réduction de volume due à la fixation est loin de pouvoir justifier cette différence. L'expulsion de l'œuf du follicule doit nécessairement s'accompagner d'une augmentation importante de volume, correspondant environ au doublement du diamètre. Ce fait doit se retrouver dans d'autres Téléostéens. Sans doute faut-il attribuer cette augmentation de volume à une entrée d'eau : c'est ainsi que Pearse (1925) signale chez *Perca flavescens* une teneur en eau moins forte dans les œufs ovariens que dans ceux qui ont été expulsés et fécondés.

Dans toutes nos captures nous n'avons jamais pu obtenir d'individus possédant des ovaires fluents, libérant des œufs mûrs à la pression. Cette lacune est attribuable à notre avis, soit à la compression par les filets lors de la capture, soit au fait que la ponte se produit de nuit (nos captures ont été surtout faites de jour).

Si les modalités exactes de la ponte sont difficiles à connaître, nous pouvons affirmer qu'elle est répartie sur un laps de temps assez long, au moins plusieurs semaines pour chaque individu. En effet depuis la fin de mai jusqu'au début de juillet, toutes les femelles de *M. barbatus* possèdent des ovaires à grains translucides. Ce n'est qu'en juillet que commencent à apparaître des individus à ovaires manifestement épuisés. Les ovaires mûrs, à grains translucides, laissent voir en section histologique des follicules vides, aplatis, tout à fait conformes à ceux figurés par Cunningham et par Wheeler (1924). Ces follicules correspondent à des œufs mûrs expulsés, et indiquent donc que la ponte est en cours.

Enfin, si nous anticipons quelque peu sur le cours de ce chapitre, en étudiant le cycle du testicule nous verrons que celui-ci, après un maximum de poids en mai, décroît de façon importante et continue en juin et juillet : cette chute de poids ne peut s'interpréter valablement qu'en admettant, à partir de mai, la participation des *Mullus* mâles au frai.

d) Phase d'Atrésie. — Avec la fin de l'émission des œufs mûrs commencent les processus qui amènent l'ovaire au repos. L'ovaire, aussitôt la ponte finie, est une masse flasque, souvent jaunâtre, pointillée de blanc. Le R. G. S. s'est abaissé au-dessus de 1,0. Les points blancs correspondent à autant d'oocytes gorgés de vitellus dont l'évolution en œuf mûr s'est arrêtée.

Ce phénomène semble extrêmement répandu chez les Téléostéens : chez *Merluccius merluccius* L. (HICKLING, 1930), dans *Solea*, *Trigla*, *Pleuronectes platessa* L., *Trachinus draco* L. (CUNNINGHAM, 1897). Ces oocytes abortifs remplis de vitellus ont été retrouvés chez les individus immatures de *Pleuronectes platessa* L. par CUNNINGHAM (1897) ainsi que par HICKLING (1930) qui considère ce phénomène comme régulier et préfigurant le cycle normal chez les jeunes *Merluccius* femelles qu'il qualifie d'adolescents.

Ces œufs abortifs vont subir une atrésie rapide en suivant les processus décrits par HICKLING (1930) pour *Merluccius merluccius*. L'oocyte se désorganise, le noyau devient une masse irrégulière au centre de l'oocyte, le vitellus se résout en grosses gouttelettes réparties dans le cytoplasme, la membrane disparaît. Des phagocytes issus de la couche folliculaire envahissent alors l'oocyte et en digèrent les matériaux. A un stade avancé de la phase d'atrésie l'ovaire apparaît formé de nombreux oocytes à cytoplasme très foncé : ce sont les oocytes qui n'ont pas été affectés par la maturation ; entre eux, se trouvent de petites cellules qui représentent les phagocytes venant d'achever la digestion des œufs abortifs. A ce stade les lamelles du follicule, difficiles à reconnaître lors de la ponte, sont redevenues bien distinctes (fig. 22-4). Enfin les masses de phagocytes elles mêmes disparaissent et l'ovaire reprend l'aspect qu'il gardera pendant toute la phase d'accroissement lent, et qui a été décrit précédemment. Le R. G. S. est alors à son minimum.

L'origine des oocytes à chaque nouveau cycle de ponte, pour le remplacement de ceux qui, transformés en œufs pondus ou abortifs, ont disparu, est un problème encore mal résolu. Aucun auteur ne semble en effet avoir trouvé de mitoses dans l'ovaire une fois la maturité atteinte. Pour HICKLING (1930) dans le travail duquel on trouvera une bonne discussion du problème, les oocytes à cytoplasme foncé des ovaires arrivés à la fin de la phase d'atrésie, ne sont que ceux qui, dispersés dans l'ovaire au moment de la maturations par les œufs mûrissant, semblaient avoir disparu et qui se sont rassemblés une fois ces œufs pondus.

Pour WHEELER (1924) un nouveau stock de jeunes oocytes se forme chaque année à partir de cellules folliculaires et HICKLING admet que chez *Merluccius* ce processus aussi est possible et probable.

4. — Cycle sexuel des M. surmuletus femelles.

Le cycle sexuel femelle de *M. surmuletus* est très semblable à celui de *M. barbatus*. On peut y distinguer les mêmes phases d'accroissement lent, de maturation rapide suivie de ponte, d'atrésie, tant en ce qui concerne l'aspect histologique que le R. G. S. La figure 23 représente le cycle du R. G. S. pour les femelles de plus de 100 grammes. Le R. G. S.

bas, aux environs de 0,5 % en fin d'été, remonte lentement en automne et en hiver pour atteindre 1,0 % en février. Dès la fin mars l'ascension du R. G. S. et la maturation se déclenchent ; en mai l'ovaire est mûr. A la mi-juin la ponte est finie, les ovaires épuisés, et la phase d'atrésie commencée.

Il existe donc, entre les cycles des deux espèces de *Mullus*, malgré le déroulement général des processus similaire, un décalage très net de la période de maturation et de la ponte. Sur le graphique de la figure 23 le cycle du R. G. S. de *M. barbatus* a été représenté en traits fin pour faciliter la comparaison : le décalage au départ, c'est-à-dire au début

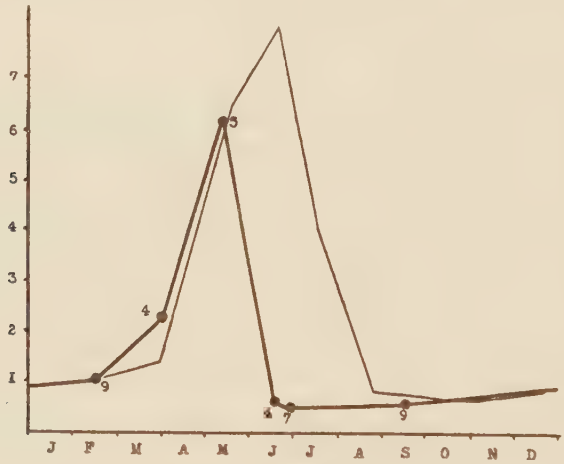


FIG. 23. — R. G. S. des *M. Surmuletus* femelles de 100 à 300 gr.

de la période de maturation est d'un mois environ ; il atteint deux mois pour la fin de la phase d'atrésie et le retour au repos.

La ponte des *M. surmuletus* est non seulement plus précoce que celle de *M. barbatus*, mais la période de ponte est également plus courte.

5. — Comparaison avec les cycles de Merluccius merluccius et Sardina pilchardus femelles.

HICKLING dans sa monographie du *Merluccius merluccius* a étudié de façon approfondie le cycle sexuel en utilisant conjointement la description histologique, l'aspect externe et un rapport équivalent au R. G. S. Il nous a donc semblé profitable de faire une comparaison de deux cycles étudiés par les mêmes méthodes.

Au cours du cycle cet auteur distingue successivement les stades « spent », « recovering », « ripe » et « running ».

Il semble bien que l'on puisse homologuer le stade « spent » à l'ensemble des phases d'atrésie et d'accroissement lent que nous avons distinguées chez les *Mullus* : en effet, dans un certain nombre d'ovaires « spent » de nombreux œufs peuvent être vus en réabsorption et ces ovaires sont donc manifestement dans la phase d'atrésie. Une fois cette phase finie, les ovaires « spent » sont assimilables aux ovaires en accroissement lent des *Mullus* avec cependant une activité sans doute plus forte

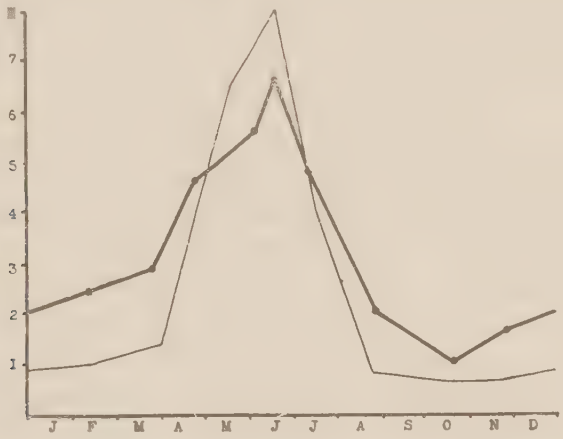


FIG. 24. — R. G. S. de *Merluccius merluccius* d'après les données de HICKLING (femelles de 90-99 cm.). En trait fin, cycle du R. G. S. des *M. barbatus* femelles. En abscisses, mois ; en ordonnées R. G. S.

car les sections montrent alors de « très nombreux œufs s'accroissant déjà et sécrétant des gouttelettes d'huile et de vitellus ».

Les stades « recovering » et « ripe » couvrent l'ensemble de la phase de maturation : « recovering » en marquant le début avec des oocytes grandissant rapidement et emmagasinant du vitellus, « ripe » correspondant au stade où les oocytes, gorgés de vitellus, sont visibles à travers la paroi de l'ovaire comme autant de points blancs. C'est à ce stade « ripe » que s'arrête l'évolution des œufs à l'intérieur des follicules dans *Merluccius* ; le stade suivant, « running », correspond en effet à un ovaire possédant des œufs fluents, complètement mûrs. Il y a donc sous ce rapport une différence avec l'évolution des *Mullus*, où le vitellus se liquéfie dans les œufs intrafolliculaires.

Quant au R. G. S. du *Merluccius* il suit un cycle très semblable à celui du *Mullus* comme le montre la figure 24 où est reproduit également le

cycle de *M. barbatus*. Après un minimum en automne a lieu en hiver une montée lente semblant plus rapide cependant que dans les *Mullus*. Au printemps se produit une montée brusque précédant la ponte.

En définitive on peut mettre en parallèle, comme suit, les deux cycles :

Accroissement lent — Maturation — Ponte — Atrésie — Accroissement lent
—— Spent —— Recovering. Ripe. Running —————— Spent ——————

Bien que le cycle sexuel de *Sardina pilchardus* Walb. ait été beaucoup étudié nous ne disposions, récemment encore, d'aucune étude d'ensemble sur l'histologie de ce cycle : B. Andreu (1951) vient de publier un travail comblant cette lacune. Cet auteur distingue cinq phases qu'il a mises en correspondance avec les stades I à VI de l'échelle sexuelle empirique de Belloc et Le Gall.

Les phases « α » et « β » correspondent à « l'accroissement lent » des ovaires de *Mullus* ; « γ » et « δ » à la maturation ; « δ » également à la ponte ; « ε » à la phase d'atrésie. Quant au R. G. S. de *Sardina pilchardus* Walb, il n'a pas encore été étudié dans son cycle annuel.

6. — Cycle sexuel mâle.

Comme pour les femelles, nous étudierons d'abord le cycle sexuel chez *M. barbatus*.

Pendant presque toute l'année les *M. barbatus* mâles présentent des testicules contenant du sperme fluent. Ce n'est qu'aussitôt après la

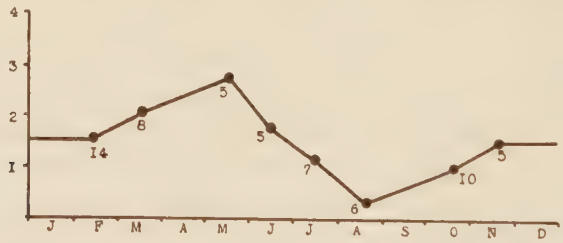


Fig. 25. — R. G. S. des *M. barbatus* mâles de 40 à 60 gr. Près de chaque point le nombre d'individus utilisés pour le déterminer.

période de reproduction, en août, qu'il est possible, chez les individus pubères, d'observer des testicules sans sperme : le R. G. S. est alors très bas, aux environs de 0,4 % (il s'agit ici et dans ce qui suivra des individus de 40 à 60 gr) (fig. 25).

Dès octobre et même septembre, les testicules ont augmenté à nou-

veau de poids, possèdent du sperme fluent et accusent un R. G. S. d'environ 1,0 %. Contrairement à l'ovaire, il n'y a pas, en hiver, un accroissement pondéral continu du testicule, mais un arrêt, traduit graphiquement par un long palier situé aux environs de 1,5 %. Avec le mois de mars l'ascension du R. G. S. reprend et celui-ci atteint son maximum en mai. Une descente assez rapide commence alors pendant les mois de juin, juillet et août. L'épuisement du testicule n'est donc pas brusque et subit, mais étagé sur plus de deux mois. Comme nous l'avons dit précédemment ceci nous semble en rapport avec la durée de la ponte.

Nous pouvons distinguer par conséquent dans le cycle sexuel mâle du *M. barbatus* trois phases qui sont les suivantes :

1° une phase d'épuisement ;

2° une phase de maturation lente avec arrêt hivernal ;

3° une phase de reproduction.

Les *M. surmuletus* mâles, malgré le peu de données sur les premiers mois de l'année, montrent un cycle semblable dans ses grandes lignes au précédent : période d'épuisement suivant la fin de la ponte en juin ; cette phase semble durer plus longtemps que pour *M. barbatus*, les R. G. S. bas, inférieurs à 0,3 % persistant en juillet et août. Ensuite le R. G. S. remonte mais, malgré cela, l'apparition du sperme chez les mâles ne devient pas un fait général, même avec des R. G. S. supérieurs à 1,0 %. De manière générale, il semble d'ailleurs que les conditions physiologiques des *M. surmuletus* mâles soient beaucoup moins homogènes que celles des *M. barbatus* ce qui peut s'expliquer, peut-être, par la plus grande diversité des conditions du milieu dans l'habitat plus côtier des *M. surmuletus*. Enfin en hiver, et jusqu'à la ponte, les testicules sont fluents et le R. G. S. élevé.

Entre *Mullus* mâles et *Mullus* femelles il existe donc une dissemblance importante du cycle sexuel : les femelles ont une maturation très courte et rapide, les mâles une maturation beaucoup plus lente et possèdent des spermatozoïdes alors que les femelles ne présentent aucun œuf fécondable. Chez les Téléostéens c'est très loin semble-t-il d'être une exception : Hickling (1930) chez *Merluccius* avait déjà énoncé que « pendant la plus grande partie de l'année on peut trouver des mâles dont les testicules contiennent du sperme », et il rapportait les observations similaires de Graham (1924) sur la Morue (*Gadus morrhua* L. = *callarias* L.), de Masterman (1911) sur la Plie (*Pleuronectes platessa* L.) concluant à une maturité plus précoce en saison, dans les mâles que dans les femelles.

Plus récemment Jost (1943) a signalé que le *Callionymus lyra* L. possède des spermatozoïdes dans ses testicules à tout moment de l'année.

Par conséquent, chez les Téléostéens mâles, l'existence d'une maturation des produits génitaux devançant celle de la femelle est un phénomène répandu : bien marqué chez le *M. surmuletus* il atteint presque à son maximum avec le *M. barbatus*.

7. — Relations allométriques dans le cycle sexuel des Mullus.

Nous avons dit précédemment qu'il était nécessaire, pour avoir des comparaisons valables du R. G. S., de se limiter à une catégorie de poids déterminée : lorsque le poids total du corps augmente, le poids des gonades n'augmente pas proportionnellement. Leur croissance pondérale est allométrique.

a) *Mullus barbatus* femelles. — Considérons d'abord les gonades femelles des *M. barbatus* : le R. G. S. après un minimum en octobre et novembre, remonte lentement puis très rapidement pour atteindre un maximum en mai et juin au cours de la ponte, et retomber ensuite. Nous choisirons pour étudier les relations d'allométrie unissant le poids des ovaires au poids total du corps, d'une part le minimum du cycle où le repos est presque complet, d'autre part le maximum correspondant à la reproduction.

Sur le graphique de la figure 26 nous avons reporté en abscisses les logarithmes du poids total du corps (PT) et en ordonnées les logarithmes du poids correspondant des gonades (PG). Chaque point correspond à un individu, tous les individus ayant été capturés au chalut en octobre et novembre. Ces points individuels montrent une certaine dispersion mais il est possible de les encadrer tous entre deux droites parallèles assez rapprochées, telles que celles tracées sur le graphique. Si nous groupons maintenant les individus par tranches de poids (30-50 gr. ; 50-80 gr. ; 80-120 gr. ; 120 gr. et au delà) et faisons les moyennes pour le poids total et le poids des ovaires, nous avons, en reportant les résultats ainsi obtenus, quatre points qui s'ordonnent de façon satisfaisante suivant une droite que nous appellerons « G ». La croissance des ovaires en repos est donc représentable par une formule du type $y = bx^{\alpha}$, puisque les points représentant en coordonnées logarithmiques les données

moyennes pour chaque tranche de poids, s'alignent sur une droite d'équation :

$$\log. PG = \alpha \log. PT + \log. b$$

FIG. 26. — *M. barbatus* femelles d'octobre et novembre. En abscisses, poids total ; en ordonnées, poids des ovaires ; coordonnées logarithmiques.

Par détermination des constantes α et b on obtient la formule suivante :

$$PG = 0{,}043\ PT^{1{,}14}$$

qui traduit la relation d'allométrie positive qui relie le poids des gonades et le poids total des femelles de *M. barbatus*, au début de la phase d'accroissement lent, où le repos sexuel est presque total.

Sur la figure 27 ont été portées les données concernant les individus mûrs (possèdant des ovaires à œufs translucides) capturés en

mai et juin. Les points individuels peuvent également être encadrés par deux droites parallèles rapprochées et le calcul des moyennes donne des points s'alignant également de manière très satisfaisante

FIG. 27. — *M. barbatus* femelles de mai et juin (les individus inférieurs à 32 gr. n'ont pas été figurés) ; légendes : cf. fig. 26.

suivant une droite désignée par « G′ ». La détermination des constantes conduit à la formule suivante :

$$\log PG = 1{,}26 \log. PT + \log. 0{,}0293$$

d'où l'on déduit :

$$PG = 0{,}0293\ PT^{1{,}26}$$

Dans les deux formules qui donnent respectivement les relations unissant le poids des ovaires au poids total du corps, au minimum et

au maximum du cycle annuel, nous voyons que les coefficients sont de 1,14 et de 1,26 ; ils marquent l'existence, aux deux extrémités du cycle, d'une allométrie faiblement positive des ovaires : à chaque phase extrême la proportion du poids des ovaires au poids du corps, c'est-à-dire le R. G. S., augmente avec le poids total : il était donc bien nécessaire, pour

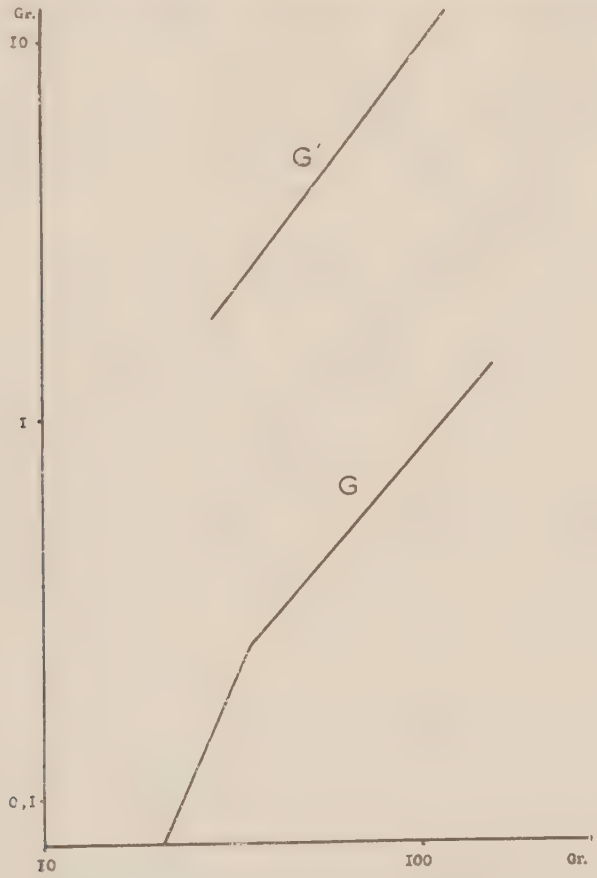


Fig. 28. — Schéma des relations allométriques unissant le poids des ovaires au poids total dans *Mullus barbatus*.

décrire le cycle du R. G. S., de se limiter à une catégorie de poids donnée : le R. G. S. de 1,0 atteint par les individus de 40 à 60 gr seulement en février est presque le R. G. S. normal des grosses femelles en octobre et novembre.

Il est possible à partir de la relation $PG = bPT^{\alpha}$ de calculer la relation suivante : R. G. S. $= 100\, b\, PT^{(\alpha - 1)}$. Par conséquent en portant en abcisses le logarithme

de PT et en ordonnée le logarithme du R. G. S. on obtient des points qui s'alignent sur une droite dont le coefficient de pente est diminué de 1,0 par rapport à la droite obtenue dans le graphique log. PT, log. PG.

Un certain nombre de données pour les femelles immatures de *M. barbatus* nous ont permis, d'autre part, d'arriver à une constatation intéressante : les points représentatifs ne se placent pas dans le prolongement de la droite « G » obtenue pour les individus pubères lors du minimum du R. G. S., mais au-dessous : chez les *M. barbatus* immatures l'allométrie positive des ovaires est considérablement plus forte, la pente α étant aux environs de 2,2. Il existe, au raccordement des deux droites représentatives, un point critique de puberté correspondant à un poids total d'environ 30 à 35 gr.

En définitive les relations pondérales entre les ovaires et le corps chez *M. barbatus* peuvent être représentées par trois droites en coordonnées logarithmiques (fig. 28). Une première droite à pente forte traduisant l'allométrie très fortement positive des individus impubères ; une seconde droite « G » correspondant aux individus matures en repos sexuel et une troisième droite « G′ » presque parallèle à « G », marquant le sommet de l'activité sexuelle : ces deux dernières droites, à pente modérée, traduisent une allométrie faiblement positive. Mais l'espace lui-même compris entre « G » et « G′ » appartient à la représentation graphique des relations ovaires/poids total et correspond aux phases du cycle sexuel intermédiaires entre les phases extrêmes.

b) *Mullus surmuletus* FEMELLES. — Pour les *M. surmuletus* qui, nous l'avons vu, ont une période de ponte nettement plus courte que les *M. barbatus*, nous n'avons pu réunir suffisamment de données sur les stades mûrs pour une étude de l'allométrie ; pour les individus en repos sexuel (fin juin à octobre) (fig. 29) nous voyons qu'il existe également une relation d'allométrie, les points moyens s'alignant de façon satisfaisante. Nous avons figuré sur cette même figure la droite « G » relative aux *M. barbatus* : elle se tient nettement au-dessus de la droite correspondant aux *M. surmuletus*. A poids égal, au repos sexuel, les *M. surmuletus* auraient donc des ovaires moins lourds que les *M. barbatus*.

Pour le vérifier nous avons fait la comparaison des moyennes du R. G. S., obtenues pour chacun des *Mullus*, dans les tranches de poids 50-80 gr et 80-120 gr, en calculant le test de signification « t » (CHAMBERS,

page 37). Nous obtenons pour les individus de 50-80 gr. (15 *M. barbatus* et 8 *M. surmuletus*) une valeur du test « t » égale à 3,62. La valeur donnée par la table étant de 2,080 pour une probabilité P = 0,05 et n = (15 + 8-2) = 21, la différence des moyennes est donc significative. De même

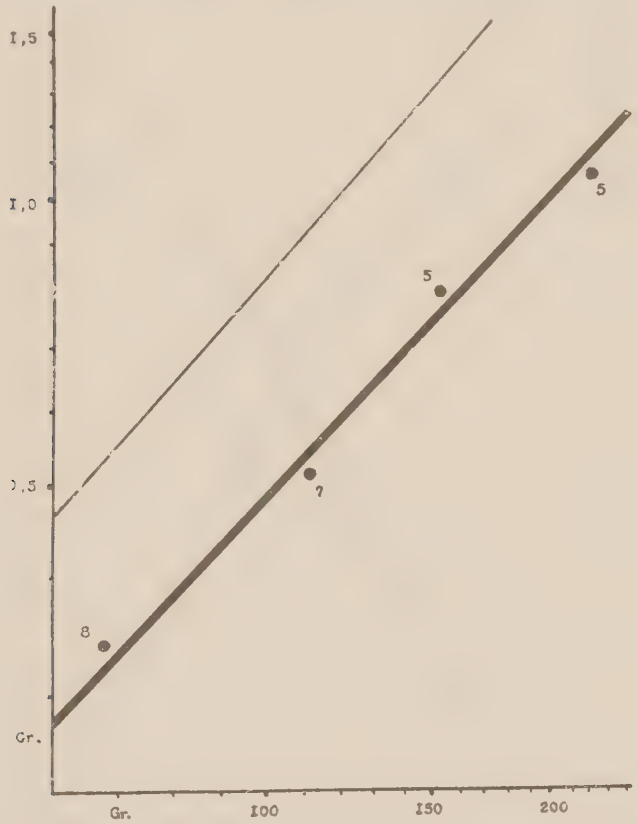


FIG. 29. — *M. surmuletus* (juillet à octobre) : en abscisses poids total ; en ordonnées, poids des ovaires ; coordonnées logarithmiques. Près de chaque point le nombre d'individus utilisés. En trait fin, *M. barbatus* femelles d'octobre et novembre.

pour les individus de 80 à 120 gr (10 *M. barbatus* et 7 *M. surmuletus*) nous obtenons t = 4,2, la valeur donnée par la table pour P = 0,05 et n = 15 étant de 2,131.

Par conséquent la différence entre les poids des ovaires des deux *Mullus* au repos est réelle.

Quant aux jeunes *M. surmuletus* impubères leurs points représentatifs, comme pour les *M. barbatus*, ne s'alignent pas sur la droite corres-

pondant aux individus en repos sexuel et montrent également qu'il existe un point critique de puberté.

c) *Mullus barbatus* MALES. — Nous étudierons les relations allométriques, unissant le poids des testicules au poids total du corps, au mini-

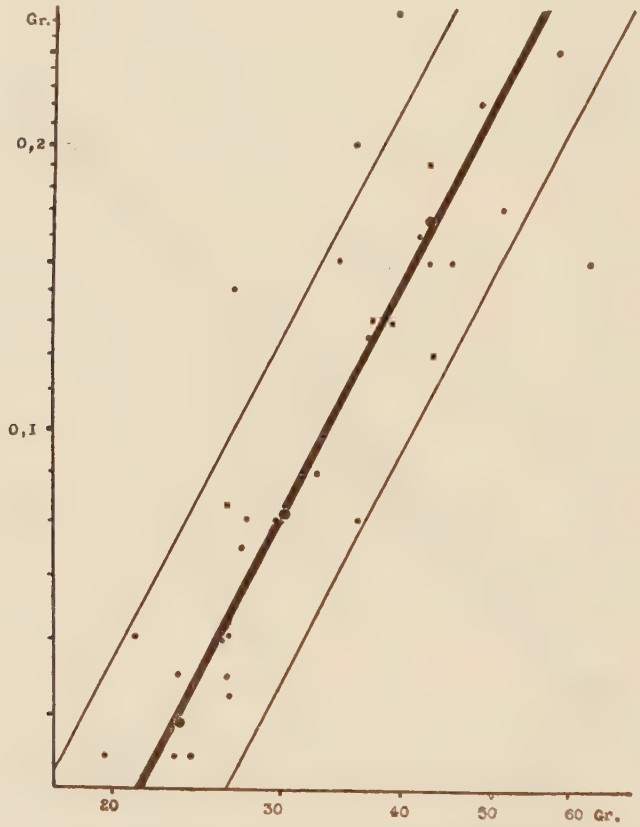


FIG. 30. — *M. barbatus* mâles d'août et septembre. En abscisses, poids total ; en ordonnées, poids des testicules ; coordonnées logarithmiques. Un individu de 24 gr. (PG-0,03) non figuré.

mum et au maximum du cycle comme pour les femelles. La figure 30 correspond à des mâles capturés de la mi-août à la mi-septembre, possédant des testicules très peu développés, dans la phase d'épuisement : malgré leur dispersion assez grande les points se répartissent de manière satisfaisante de part et d'autre d'une seule droite, et montrent une allométrie fortement positive :

$$PG = 0{,}000106\ PT^{1{,}95}$$

Au palier supérieur du cycle, en avril-mai, nous trouvons par contre un phénomène complètement nouveau (fig. 31) : les petits individus ont des testicules satisfaisant à une allométrie fortement positive, du même ordre que la précédente ($\alpha = 1,85$), mais les individus supérieurs à 30 gr

FIG. 31. — *M. barbatus* mâles d'avril et mai (légende : cf. fig. 30) ; 6 individus non figurés.

se comportent tout différemment : leurs testicules suivent une allométrie négative. Les points représentatifs s'ordonnent suivant deux directions faisant un angle net en un « point critique ». On a successivement les relations :

$$PG = 0,00148\ PT^{1,85} \text{ et } PG = 0,039\ PT^{0,9}$$

Il existe donc, entre les individus mâles de moins de 30 gr. et les individus supérieurs à ce poids, une différence importante dans la physiologie sexuelle. Au poids de 30 gr correspond une longueur de 14 cm environ. En avril-mai les individus venant de passer leur premier hiver mesurent

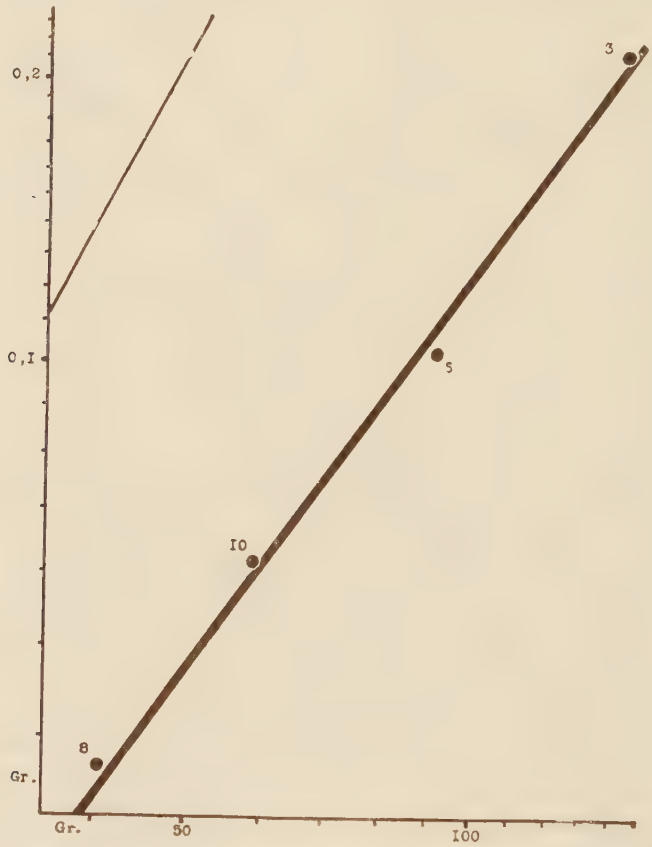


FIG. 32. — *M. surmuletus* mâles au minimum du cycle sexuel. En abscisses, poids total ; en ordonnées, poids des testicules ; coordonnées logarithmiques ; près de chaque point nombre d'individus utilisés ; en trait fin, *M. barbatus* mâles d'août et septembre.

en moyenne de 12 à 13 cm : c'est donc à eux que correspond la relation d'allométrie fortement positive, avant le point critique.

Existe-t-il un point critique de puberté pour les mâles comme pour les femelles ? Les points correspondant à des mâles capturés en décembre et très peu développés sexuellement concordent avec la droite correspondant aux testicules en repos. Mais remarquons que nous n'avons pas fait de mesures chez les jeunes mâles de moins de 10 cm.

Il est d'autre part curieux de constater que, entre les deux extrêmes du cycle

sexuel, aussi bien pour les mâles que pour les femelles, on trouve un rapport de l'ordre de 10 pour le poids des gonades : celles-ci sont environ 10 fois plus lourdes dans les deux sexes au début de la ponte qu'au repos.

d) *Mullus surmuletus* MALES. — Ainsi que pour les femelles nous n'avons de données que pour le minimum du cycle (mi-juin à septembre). Les testicules à ce minimum vérifient une relation allométrique positive (fig. 32) :

$$PG = 0{,}0002\ PT^{1{,}4}$$

Beaucoup plus encore que pour les femelles la différence entre *M. surmuletus* et *M. barbatus* apparaît nette : à poids égal et au repos sexuel les *M. surmuletus* ont des testicules moins lourds et un R. G. S. inférieur. Ceci apparaît bien sur la figure 32 où nous avons reproduit la droite moyenne de *M. barbatus* : par suite de la différence de pente l'écart s'accentue avec les poids élevés.

e) RELATIONS ALLOMÉTRIQUES DANS LE CYCLE SEXUEL DES TÉLÉOSTÉENS. — Les données manquent complètement, à notre connaissance, sur les relations allométriques dans le cycle sexuel des Téléostéens. Cependant les faits observés dans les *Mullus* ne doivent pas être des exceptions et, par exemple, chez *Merluccius merluccius* L. étudié par HICKLING (1930) il apparaît nettement, d'après les donnée de l'auteur, que les femelles de grande taille, supérieures à 1 mètre, ont presque constamment un R. G. S. plus élevé que les femelles plus petites : cela indique que, dans cette espèce, une allométrie positive relie la croissance des ovaires au poids total du corps.

8. — Croissance et Puberté.

De l'étude que nous venons de faire des gonades et de leur cycle dans les *Mullus*, il ressort qu'une différence importante existe dans la biologie sexuelle des deux espèces. Tout concourt à montrer que dans *M. barbatus* l'emprise de la sexualité est beaucoup plus considérable que dans *M. surmuletus* et cela au cours de l'existence entière.

Dès les premiers mois apparaît la différence : le R. G. S. des jeunes *M. barbatus* en octobre et novembre est supérieur déjà à celui des *M. surmuletus* ; cette différence se poursuit ensuite, plus marquée chez les mâles, si nous nous rapportons aux comparaisons que nous avons faites de la croissance allométrique des gonades dans les deux espèces.

Au bout de la première année une proportion importante de *M. surmuletus* est encore immature et un grand nombre d'individus n'atteignent la maturité qu'à leur deuxième année. Au contraire la maturité est pour ainsi dire générale chez les *M. barbatus* à la fin même de leur première année.

Enfin, en considérant les mâles, nous avons vu que les *M. barbatus* présentent presque constamment des testicules fluents sauf pendant une courte période suivant la reproduction, tandis que la période de repos des testicules est beaucoup plus longue chez les *M. surmuletus*.

Ce sont là autant d'indices amenant à la conclusion qu'une différence existe en ce qui concerne l'importance de la sexualité dans la biologie des deux espèces. N'y aurait-il pas une relation entre ce fait et la différence de croissance que nous avons montrée au chapitre précédent ?

Si nous nous référons à la littérature, nous constatons que bon nombre d'auteurs ont mis en relation, chez les Poissons, l'existence d'une croissance réduite et d'une première maturité précoce. Citons par exemple Steinmann (1945) qui, rapportant des captures de jeunes saumons de deux ans déjà mûrs, indique que la croissance ultérieure de ces individus est retardée par rapport à celle des individus normaux. Tout récemment J. Leloup et M. Olivereau (1951) ont montré qu'entre les *Scyliorhinus* (= *Scyllium*) *canicula* L. de la Manche et ceux de la Méditerranée existait une différence dans la taille limite atteinte, au désavantage des individus méditerranéens, allant de pair avec une taille à la maturité sexuelle plus faible chez ces derniers. Il serait facile de trouver d'autres exemples amenant tous à la conclusion que le développement sexuel exerce une action retardatrice sur la croissance, ce qui ne fait qu'étendre aux Poissons un fait bien constaté chez les Vertébrés supérieurs.

Il faut donc admettre que, dans une espèce donnée, ayant une croissance déterminée, la puberté se produisant plus ou moins tôt exerce son action retardatrice plus ou moins précocément, ce qui entraîne une taille limite plus ou moins basse. On peut dire que cela traduit un certain antagonisme entre la croissance et le développement sexuel.

Comment s'exerce cette action retardatrice ? Des expériences comme celles de Svaerdson (1943) et de Hamon (1946) sur les Cyprinodontidés par exemple, nous renseignent à ce sujet. Svaerdson sur *Lebistes reticulatus* a obtenu par action de l'oestrone ou de la testostérone sur de jeunes individus (à sexe non déterminé) un effet retardateur sur la croissance ; par emploi de l'oestrone sur les mâles, il a provoqué une augmen-

tation de la croissance accompagnée d'une réversion du testicule, et par l'action de testostérone sur des femelles adultes également une augmentation de croissance. Si HAMON n'a pas confirmé ce dernier résultat sur *Gambusia Holbrooki* Girard, elle a trouvé que les immatures, quelque soit leur sexe, ont leur croissance ralentie par les hormones sexuelles et que la folliculine chez les mâles adultes, provoquait également une augmentation de croissance.

Il est donc bien démontré que l'action retardatrice sur la croissance est le fait des hormones sexuelles, la recherche du mécanisme intime de cette action ressortant surtout désormais du domaine du biochimiste. Mais la question de savoir pourquoi le développement sexuel est plus ou moins précoce et quels sont les facteurs qui le détermine dans les conditions naturelles, reste à peu près entière. J. LELOUP et M. OLIVEREAU (1951) revoyant les travaux sur l'influence de la lumière et de la température sur le développement sexuel aboutissent aux conclusions suivantes : « Ces quelques faits indiquent que la température peut influencer chez les Téléostéens l'apparition de la maturité sexuelle et le fonctionnement thyroïdien » et « Quoiqu'il en soit des divergences enregistrées dans l'action de la lumière, il semble bien que ce facteur ait, dans certains cas, et pour certaines espèces, une influence indiscutable, favorisant la maturation génitale et activant la glande thyroïde ».

La lumière et la température peuvent donc avoir une action positive sur l'accélération du développement génital : or ce sont là deux facteurs très importants, par leurs variations, dans le milieu aquatique.

Illustrant l'influence du milieu sur la précocité de la puberté nous citerons un fait particulièrement intéressant relevé par LASKAR (1943) : dans le lac de Fertô, en Hongrie, les Brèmes (*Abramis brama* L.), les Perches (*Perca fluviatilis* L.) et les Gardons (*Leuciscus rutilus* L.) montrent une croissance aussi forte que dans certains lacs d'Allemagne mais la maturité génitale se produit en moyenne à un âge deux fois moins élevé : 3 ans au lieu de 6 pour *Abramis brama* L. Celà se retrouve pour les Brèmes du lac de Volvi en Grèce, et LASKAR attribue ce fait à la situation plus méridionale de ces lacs d'où résulte une température plus haute de leurs eaux.

Mais il semble que l'antagonisme entre la croissance et le développement sexuel puisse être plus complexe que nous ne l'avons envisagé. LASKAR (1943), dans son travail cité ci-dessus, étudie les relations de la croissance et de la première maturité sexuelle chez les Poissons d'eau

douce et il donne pour *Abramis brama* L. l'âge de maturité et la taille à cette première maturité pour différents lacs d'Allemagne et de Suède. Nous avons reporté ses données sur le graphique de la figure 33. Nous y voyons que les points obtenus s'ordonnent entre deux droites inclinées sur l'axe des « x » en direction de l'origine, si bien que, plus la croissance est faible, plus l'âge de la maturité est bas, et vice-versa. Malheureusement, comme le regrette LASKAR lui-même, nous manquons de données et de recherches précises, ainsi que de travaux expérimentaux, permettant de mieux poser le problème. Quoiqu'il en soit nous devons admettre, avec les données de LASKAR, que ce type d'antagonisme plus complexe est bien réel.

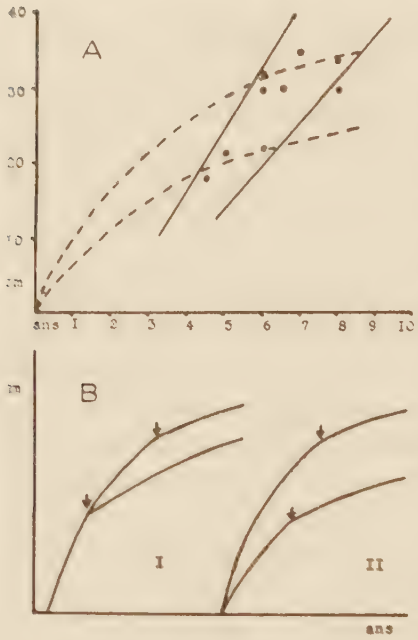


FIG. 33. — A) *Abramis brama* L. mâles : les points correspondent à la puberté pour les différents lacs d'Europe centrale. En trait discontinu l'indication approximative de la croissance. D'après les données de LASKAR (1943). — B) Schéma des deux types d'antagonisme entre la croissance et la puberté.

Pour plus de clarté nous avons schématisé les deux types d'antagonisme (fig. 33). Dans le premier la croissance est toujours identique ; seule la place où vient s'insérer le ralentissement dû à la puberté varie. Dans le deuxième, une croissance forte correspond à une puberté tardive, une croissance faible à une puberté précoce : pour expliquer cette corrélation nous ne pouvons que faire des hypothèses. Le développement rapide des gonades ne se manifestant chez *Abramis brama* que pendant l'année qui précède la première maturité, nous pensons qu'il n'est pas possible d'attribuer aux seules hormones sexuelles l'effet retardateur sur la croissance. Sans doute intervient ici l'hypophyse, dont un travail récent a montré que l'hormone de croissance agissait également chez les Poissons (PICKFORD et THOMSON, 1948). Probablement aussi entre en jeu la thyroïde, dont les variations d'activité en fonction des conditions du milieu commencent à être connues.

Ainsi, bien que nos connaissances actuelles soient incertaines, on peut concevoir que les facteurs du milieu influent de façon continue sur les

individus d'une espèce, conditionnant, dans le cadre des potentialités génétiques, l'allure de la croissance et la précocité plus ou moins grande du développement sexuel (celui-ci conditionnant à son tour en partie la croissance), l'hypophyse, les gonades et la thyroïde intervenant comme relais internes de ces actions.

Avec les *Mullus* nous retrouvons l'antagonisme entre la croissance et le développement génital, non plus sur le plan intraspécifique, mais sur un plan interspécifique. La différence dans les tailles atteintes au début du premier hiver par les deux espèces de *Mullus* est explicable, avons-nous vu, en partie par une ponte plus précoce de *M. surmuletus*, mais en partie aussi par une croissance plus rapide de cette dernière espèce. Dans *M. barbatus* nous avons donc coexistence par rapport à *M. surmuletus* d'une puberté plus précoce (la maturation est presque générale dès la première année) et d'une vitesse de croissance réduite : nous avons, à l'intérieur du genre *Mullus*, un antagonisme croissance-puberté rentrant dans le deuxième type plus complexe que nous avons distingué. Mais il est ici fixé dans le patrimoine génétique puisque les jeunes *Mullus* des deux espèces se développent dans les mêmes conditions de milieu.

Enfin, rappelons qu'entre les deux *Mullus* existe une différence d'environ un mois dans le déclenchement de la maturation des femelles. Peut-être le facteur lumière n'est-il pas étranger à ce phénomène, les *M. barbatus*, plus tardifs, vivant plus profondément. Le facteur température semble en effet devoir être écarté, le réchauffement des eaux, au-dessous de 30 mètres, ne se produisant guère avant la fin d'avril.

Chapitre IV

LE FOIE ET LE RAPPORT HÉPATOSOMATIQUE

Dans le but d'obtenir des informations sur le métabolisme des deux *Mullus*, nous avons étudié de façon approfondie les variations de poids du foie. Cette étude nous a apporté des faits précis nouveaux qui nous ont conduit, en particulier, à renouveler les conceptions généralement admises chez les Téléostéens pour les relations entre le foie et l'activité génitale.

Parallèlement au R. G. S. nous définirons le Rapport hépatosoma-

tique (en abrégé R. H. S.) comme égal au quotient du poids du foie multiplié par 100 par le poids total du corps. Le R. H. S. s'exprimera donc en pourcentage du poids total.

1. — Le rapport hépatosomatique dans les Téléostéens.

Les travaux relatifs au foie et au R. H. S. des Téléostéens sont encore relativement peu nombreux : les principales connaissances générales acquises jusqu'à ce jour sont dues à J. Millot (1928) qui, dans une courte note, a donné des règles générales régissant les variations du R. H. S. chez les poissons. Il est très regrettable que les centaines de mesures sur lesquelles ont été établies ces conclusions n'aient jamais été publiées.

J. Millot arrive aux résultats suivants :

1. Le R. H. S. à l'intérieur d'une même espèce, et d'une espèce à l'autre, varie considérablement.

2. Ces fluctuations sont dues essentiellement à des alternatives d'accumulation et de mise en liberté des matières grasses dans le foie.

3. Les variations du R. H. S. dépendent :

a) *des conditions alimentaires*, le jeûne faisant diminuer la quantité de graisse hépatique.

b) *des conditions génitales*. « La période de repos sexuel est définie pour chaque espèce par une valeur fixe du R. H. S. En période d'activité, toutes conditions égales d'ailleurs, le R. H. S. s'élève, passe par un maximum avant la maturité des produits génitaux et retourne ensuite, progressivement, au chiffre normal. »

c) *des facteurs spécifiques*. Chaque espèce possède une valeur type du R. H. S. qui doit, bien entendu, être recherchée chez des sujets normaux bien nourris et au repos sexuel.

d) *des conditions saisonnières*. Les variations dues à celles-ci sont faibles et souvent masquées par les variations dues aux facteurs précédemment énumérés.

La même année, J. Millot publiait un travail sur le rôle adipopexique du foie des Vertébrés. Après avoir ajouté à ses résultats précédents des données chimiques et surtout histologiques, cet auteur concluait à une différence fondamentale entre les Poissons et les autres Vertébrés, en ce qui concerne la physiologie du foie et le métabolisme des graisses : chez les Poissons « l'organe hépatique apparaît comme l'accumulateur le

plus important des réserves grasses de l'organisme », chez les Mammifères (et les autres Vertébrés) « le foie n'est qu'un relais obligatoire sur le trajet parcouru par une grande partie des matières grasses lorsqu'elles cheminent vers les points d'accumulation ou lorsqu'elles sont restituées par ceux-ci à la circulation générale ».

En 1937 S. Ranzi, dans une revue sur les relations entre le foie, le métabolisme des lipides et la fonction sexuelle chez les Vertébrés, appuyait également sur le rôle d'accumulateur des matières grasses dévolu au foie chez les Poissons et concluait que, durant l'élaboration des produits sexuels, le R. H. S. diminue, comme si la substance destinée à la construction de ceux-si s'accumulait d'abord dans le foie, pour passer après dans les gonades.

Enfin, sans entrer dans plus de détails, disons que, à peu près tous les auteurs ayant étudié le foie et le R. H. S., ont exprimé plus ou moins nettement cette opinion, que le foie est un accumulateur de lipides qui fournit l'apport de graisses nécessaire à l'élaboration des produits génitaux.

Et c'est ainsi que dans un travail tout récent sur le R. H. S. de *Scyliorhinus canicula* (= *Scyllium canicula*), Olivereau et Leloup (1950), revoyant les travaux relatifs au R. H. S. des Téléostéens, ne pouvaient résumer les conclusions des différents auteurs que comme suit : « Chez les Téléostéens une réduction pondérale (du foie) s'observe au moment de l'élaboration des produits sexuels, les réserves adipeuses étant mobilisées à partir du foie et transférées dans les gonades sauf chez le *Mullus barbatus* femelle. »

Nous avions en effet, dans une note préliminaire (1949), donné nos premiers résultats sur cette espèce. Nous allons ici les compléter et les étendre et montrer combien ils s'opposent à la conception classique, ce qui nous amènera à discuter et présenter une interprétation plus nuancée de la physiologie du foie des Téléostéens au cours du cycle génital.

2. — Pratique et exactitude des mesures.

Nous donnons ci-après les conditions dans lesquelles ont été opérées les pesées pour la détermination du R. H. S. Les mesures relatives aux gonades et au R. G. S. ont été effectuées avec les mêmes précautions.

Les pesées ont toujours été faites sur des animaux pêchés le jour même ; pendant la saison chaude les individus étaient entreposés au

frigidaire en attendant les mesures. Les individus présentant des signes de lyse des tissus ont toujours été écartés.

Au-dessus de 50 grammes le poids total a été mesuré à 1 gr. près, de 25 à 50 gr. au demi-gramme près et, au-dessous de 25 gr., au décigramme près. Les gonades et les foies ont été pesés, aussitôt extraits, au centigramme près.

Pour apprécier l'influence d'un stockage de plusieurs heures au frigidaire, nous avons, après une première pesée, replacé les organes in situ dans le poisson et effectué une deuxième pesée après plusieurs heures au frigidaire : les écarts trouvés n'ont pas dépassé 2 %.

Pour estimer le degré de précision de nos résultats calculons par exemple l'erreur relative dans la détermination du R. H. S. d'un individu pesant 50 gr. (déterminé à 1 gr. près) avec un foie pesant 1 gr. (à 1 cgr. près) et possédant donc un R. H. S. de 2,00 %. L'erreur relative maximum sur le R. H. S. est de 3/100 d'où une erreur absolue maximum de 6/100 ou 0,06 sur le R. H. S.

Nous n'avons pas fait de correction pour tenir compte du contenu stomacal : les contenus stomacaux les plus volumineux que nous ayons notés ne dépassaient guère 2 gr. pour un poids total de 100 gr. En tenant compte de cette erreur sur le poids total, l'exemple précédant donne une erreur relative maximum de 5/100, d'où une erreur absolue maximum, puisque le R. H. S. est de 2,00, de 10/100 ou 0,1. Si dans ce cas extrême il existe donc une certaine incertitude sur la première décimale, dans la plus grande partie des cas elle reste significative. Nous verrons que les variations du R. H. S. sont de beaucoup supérieures à 0,1 et cette précision nous est donc largement suffisante.

3. — Le Foie et le R. H. S. des jeunes Mullus.

Nous avons reporté en coordonnées logarithmiques (fig. 34) le poids total et le poids du foie des jeunes *M. barbatus* et *M. surmuletus* (dans certains cas, au lieu de mesures individuelles nous avons effectué des mesures globales comprenant plusieurs individus à peu près semblables).

La croissance du foie suit ici la même loi dans les deux espèces ; elle est isométrique aussi bien dans *M. barbatus* que dans *M. surmuletus*. Quelque soit le poids total, le poids du foie en représente la même proportion : le Rapport hépatosomatique moyen est constant, aux environs de 1,4 %.

Mais les individus de *M. surmuletus* capturés à la senne en 1949, de fin septembre à novembre, montrent un phénomène très particulier : leurs points représentatifs ne s'ordonnent pas autour de la droite d'isométrie, mais se placent nettement au-dessus. Leur R. H. S. est bien supérieur au R. H. S. moyen, dépasse souvent 2,0 % et atteint jusqu'à 2,5 %.

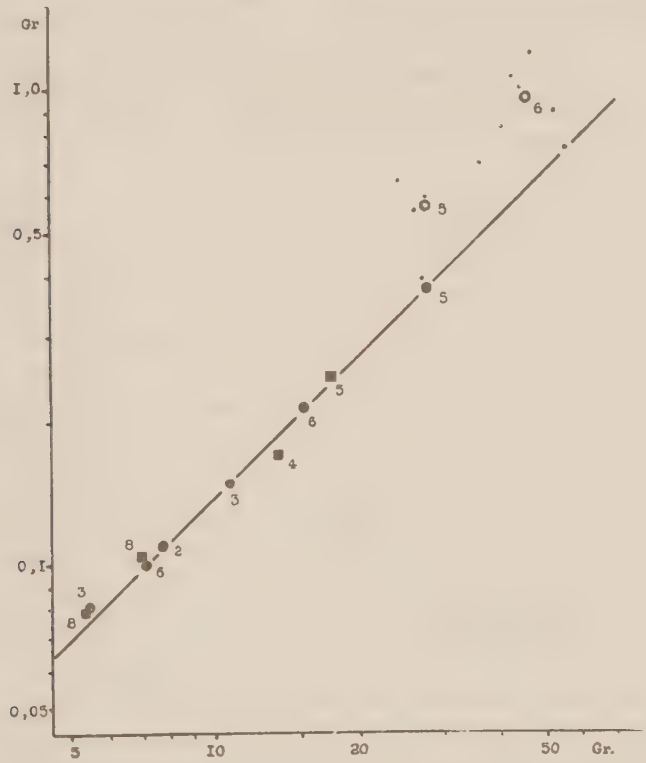


Fig. 34. — Poids total (abscisses) et poids du Foie (ordonnées). Coordonnées logarithmiques. Cercles pleins : *M. barbatus*. Carrés : *M. surmuletus*. Cercles : *M. surmuletus* d'octobre et novembre 1949 (Senne). Points : points individuels correspondants. Près de chaque cercle le nombre d'individus utilisés pour le déterminer.

En même temps, dans ces individus, se produit une différence dans la couleur du foie qui, du rouge foncé habituel, passe à des teintes plus claires jusqu'au jaune orangé, manifestant ainsi l'accumulation des graisses qui s'y produit. A la même époque, les individus pris au chalut montrent un R. H. S. normal.

Les jeunes *M. surmuletus* à ce moment ne présentent aucune activité sexuelle et il n'est pas possible d'attribuer cet engraissement du foie à une cause d'ordre génital. Nous verrons en effet bientôt qu'il existe une corré-

lation entre l'augmentation du R. H. S. et celui du R. G. S. chez les femelles. En octobre et novembre la croissance des jeunes *Mullus* devient de plus en plus réduite. Il semblerait logique d'attribuer cette diminution de croissance à une raréfaction de la nourriture ou à une diminution du rythme de l'alimentation : or les jeunes *M. surmuletus* nous ont montré des estomacs bourrés de nourriture. Nous pensons qu'il faut attribuer l'accumulation des graisses dans le foie de ces individus à un ralentissement de croissance, qui n'est pas accompagné par une diminution proportionnée de l'alimentation. Il se produit une sorte de « gavage ». Les jeunes *M. barbatus*, beaucoup moins voraces comme nous avons pu le constater en aquarium, sont, par suite, moins sujets à ce « gavage ».

Cette constatation sur les jeunes *M. surmuletus* de l'automne 1949 (classe où la croissance des jeunes *M. surmuletus* a été la plus forte) est intéressante en ce qu'elle nous montre que le ralentissement et l'arrêt automnal de croissance peuvent ne pas être dûs à une raréfaction de la nourriture, mais résulter d'une cause d'ordre interne, qui freine l'utilisation des matières nutritives pour l'édification des tissus et provoque, par contre-coup, la mise en réserve de graisses. Cette mise en réserve se produit dans le foie ; mais dans certains individus (lot du 15 octobre 1949) elle peut également s'effectuer dans les mésentères. Or, par ailleurs, sur le grand nombre de *Mullus* que nous avons examiné, nous n'avons jamais trouvé de graisse mésentérique notable.

Quels peuvent être les facteurs d'ordre interne qui interviennent ? Il est très possible qu'il y ait en Automne une diminution de l'hormone hypophysaire de croissance, qui, nous l'avons déjà signalé, intervient dans la croissance des Poissons (Pickford et Thomson, 1948). Mais une cause immédiate plus probable nous semble être dans une diminution de l'activité de la thyroïde dont on connaît toute l'importance dans le métabolisme : dans des *Mullus surmuletus* du 24 octobre 1949, à foie hypertrophié, nous avons en effet pu observer une thyroïde à grands follicules remplis de colloïde et à épithélium cubique bas, témoignant donc d'une activité des plus réduites. Il est intéressant de rapprocher de cette observation l'hypertrophie du foie avec accumulation de graisses provoquée dans le Canard par thyroïdectomie (J. Benoit, 1936).

Un phénomène du même ordre que celui que nous venons de décrire doit sans doute expliquer, chez *Merluccius merluccius* L., l'augmentation importante du poids du foie qui se produit, dans les femelles immatures, en décembre (Hickling, 1930).

4. — Le Foie et le R. H. S. des M. barbatus femelles.

Le R. H. S. des *M. barbatus* femelles varie avec le poids total et nous préciserons bientôt cette variation. Il est nécessaire d'éliminer celle-ci pour l'étude du cycle annuel et nous nous restreindrons d'abord aux femelles de 40 à 60 gr. étudiées déjà dans le cycle du R. G. S..

La figure 35 représente ce cycle annuel du R. H. S. et montre combien ce rapport varie considérablement au cours de l'année allant de 1,2 %

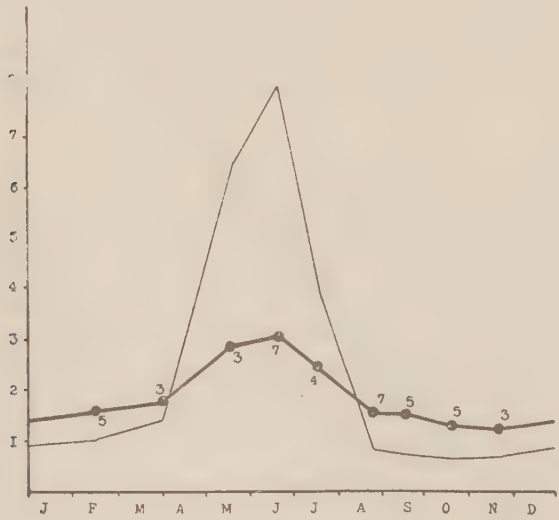


FIG. 35. — *Mullus barbatus* femelles de 40 à 60 gr. Cycle du R. H. S. (en abscisses, mois ; en ordonnées, R. H. S. ; près de chaque point le nombre d'individus ayant servi à le déterminer). En trait fin, cycle du R. G. S..

à plus de 3,0 %. Sur ce même graphique nous avons retracé la courbe des variations annuelles du R. G. S. pour les mêmes individus ; les deux cycles sont extrêmement semblables : au maximum et au minimum du R. G. S. correspondent respectivement le maximum et le minimum du R. H. S. L'accumulation de réserves graisseuses dans le foie va de pair avec l'accroissement des demandes en substances grasses des ovaires. Il semble que nous soyons en plein accord avec les conceptions classiques.

Il n'en est rien : si nous comparons en détail les deux courbes, nous nous apercevons que les deux cycles sont strictement parallèles : une augmentation lente en hiver, brusque en avril-mai ; un maximum en

juin ; une descente rapide en juillet, non achevée cependant en fin août et début-septembre ; un minimum en octobre et novembre.

Il n'existe aucun décalage entre l'augmentation des graisses dans le foie et l'utilisation massive de celle-ci pour l'édification des œufs. La

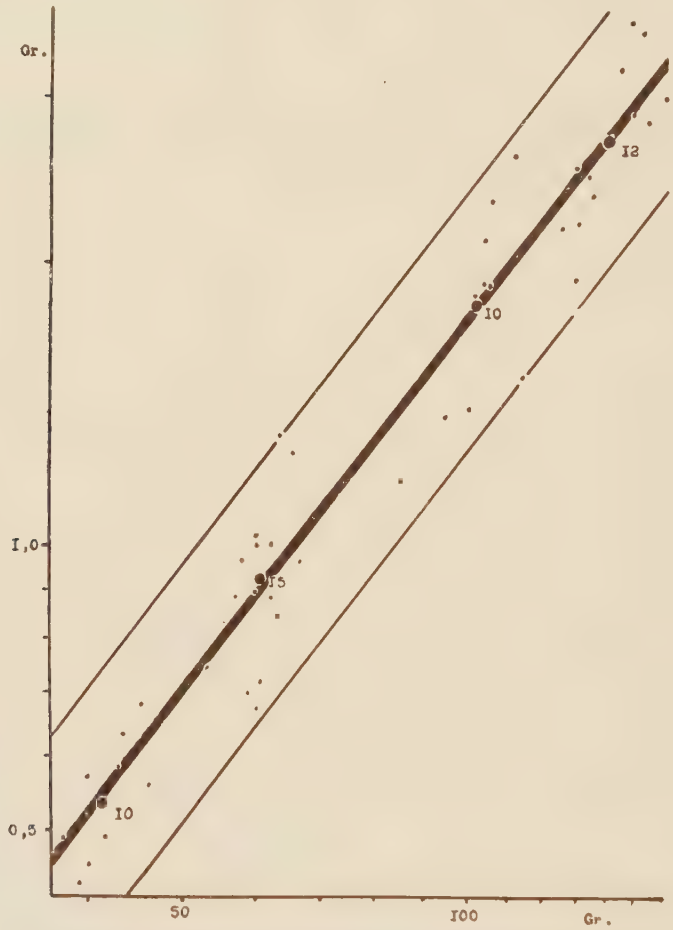


FIG. 36. — *M. barbatus* femelles d'octobre et novembre. En abscisses, poids total ; en ord., poids du foie. Points individuels et points moyens (avec nombre d'individus). Un individu de 34 gr. (PF = 0,39) non figuré.

descente du R. H. S. apparaît même plus lente que la descente du R. G. S. Pour rendre compte des faits l'interprétation d'une accumulation préalable de graisses utilisées ensuite par les ovaires n'est pas soutenable.

L'augmentation du poids du foie apparaît bien liée à l'accroissement

de l'activité génitale, mais avec d'autres modalités que celles conçues généralement jusqu'ici.

Pour l'étude des relations allométriques pouvant exister entre le poids du foie et le poids total du corps nous examinerons successivement, comme pour les ovaires, le minimum et le maximum du cycle annuel.

Sur la figure 36 (en abscisses le logarithme du poids total, en ordonnées le logarithme du poids du foie) les points correspondent aux individus d'octobre et novembre. Ces points individuels s'ordonnent parfaitement entre deux droites parallèles et le calcul des moyennes pour les tranches de 30 à 50 gr., 50 à 80 gr., 80 à 120 gr., 120 gr. et au delà, fournit des points moyens s'alignant sur la droite « F » : le poids du foie est lié au poids total par une relation d'allométrie qui, après détermination graphique des coefficients, se trouve être la suivante :

$$PF = 0{,}0043 \times PT^{1{,}30}$$

A l'isométrie des jeunes individus immatures fait donc suite une allométrie positive et à ce changement dans les relations pondérales du foie au corps correspond un point critique qui se place entre 30 et 40 gr. Ce n'est autre que l'équivalent, pour le foie, du point critique de puberté que nous avons enregistré chez les femelles en étudiant les ovaires.

Sur la figure 37 nous avons d'autre part reporté les données ayant trait aux individus de mai et juin, c'est-à-dire aux individus parvenu au maximum du cycle du R. H. S. A ce stade également se vérifie l'existence d'une relation d'allométrie entre le poids du foie et le poids total traduite par l'équation :

$$PF = 0{,}017 \times PT^{1{,}15}$$

En définitive, les relations du poids du foie au poids total dans les *Mullus barbatus* femelles peuvent être représentées schématiquement par trois droites en coordonnées logarithmiques : une première droite, traduisant l'isométrie des femelles immatures, rejoignant par un point critique la droite « F » qui correspond à l'allométrie modérément positive des individus au repos sexuel, au début de la phase d'accroissement lent. La troisième droite « F′ » représente l'allométrie faiblement positive de la phase de reproduction. Comme nous l'avons fait remarquer pour les ovaires, l'espace compris entre « F » et « F' » s'incorpore également dans la représentation graphique des relations pondérales du foie au corps.

Nous venons de voir combien est stricte la simultanéité des variations

du R. G. S. et du R. H. S. Nous allons maintenant constater que cette corrélation entre le poids des ovaires et le poids du foie se retrouve même aux paliers qui marquent le maximum et le minimum du cycle. Dans le graphique log. PG/log. PT des *M. barbatus* femelles de mai-juin, l'écart,

FIG. 37. — *M. barbatus* femelles de mai et juin. Même légende que pour la fig. 36.

en millimètres, entre chaque point figuratif et la droite moyenne, est mesuré (parallèlement à l'axe des Y). Ceci est fait également pour le foie (graphique log. PF/log. PT). Pour chaque individu on obtient ainsi un couple de valeurs positives ou négatives représentant les écarts de la moyenne pour le poids des ovaires et le poids du foie. Or, en reportant graphiquement ces couples de données on obtient des points qui, malgré

leur dispersion, ne se répartissent pas au hasard, mais suivant une ellipse allongée (fig. 38). Cette répartition suggère fortement l'existence d'une corrélation positive entre les écarts de la moyenne du poids des ovaires et du poids du foie. Le calcul des coefficients de corrélation « r » et « z » (Simpson et Roe, p. 228-239) permet de préciser : la détermination de

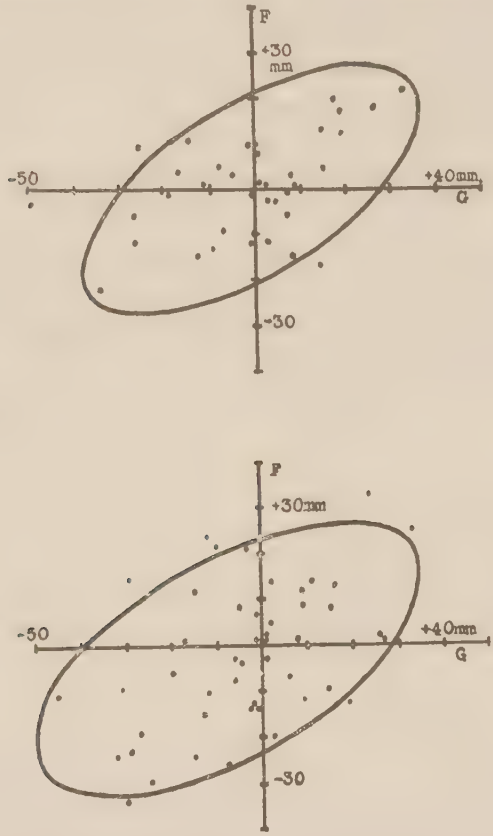


Fig. 38. — Corrélations Gonades/Foie dans *M. barbatus* femelle. Écarts de la moyenne pour les Gonades (G et le Foie (F). En haut, mai et juin ; en bas, octobre et novembre.

« r » donne 0,46 ce qui correspond pour N = 38 (nombre de mesures) à une probabilité inférieure à 0,01. Le calcul de « z » donne encore plus de précision et montre que la probabilité est même inférieure à 0,005 (c'est-à-dire qu'il y a seulement 5 chances sur mille pour que cette corrélation entre foie et ovaires ne soit qu'une apparence) ce qui est hautement significatif ($z = 0,5$; $z/\sigma z = 2,95$).

Les mêmes calculs opérés pour les femelles d'octobre et novembre

(graphique de la figure 38) montrent également des coefficients de corrélation très significatifs (N = 47 ; r = 0,45 : z = 0,48 ; $z/\sigma z$ = 3,2).

Il existe donc une corrélation entre les ovaires et le foie extrêmement forte puisque, non seulement il y a simultanéité des variations du poids de ces deux organes dans le temps, au cours du cycle annuel, mais qu'aux phases de stabilité de ce cycle, il existe une corrélation entre leurs poids : un individu présentant des ovaires relativement lourds (par rapport à la moyenne des individus) a de très fortes chances d'avoir également un foie relativement lourd, et vice-versa.

5. — Le Foie et le R. H. S. des M. surmuletus femelles.

L'étude des *M. surmuletus* conduit aux mêmes conclusions que l'étude des *M. barbatus*. Le graphique (fig. 39) met également en évidence la simultanéité complète du cycle du R. G. S. et du cycle du R. H. S. au cours de l'année.

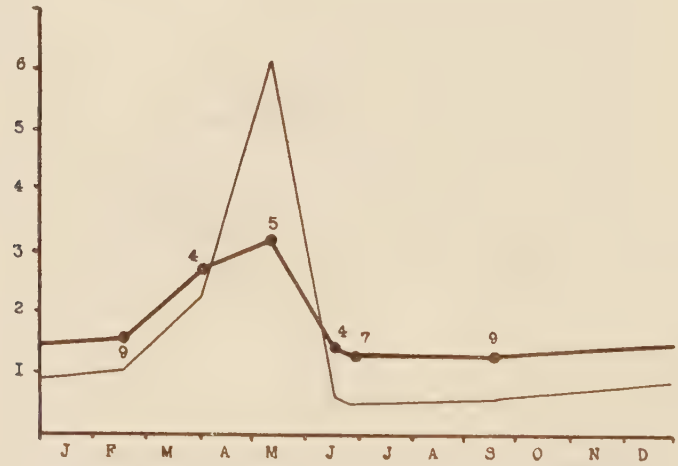


Fig. 39. — R. H. S. des *M. surmuletus* femelles de 100 à 300 gr. (absc. mois ; ord. R. H. S. : en trait fin, cycle du R. G. S. ; nombre d'individus indiqué pour chaque point).

Comme pour les *M. barbatus* nous trouvons pour les relations du poids du foie au poids du corps, au repos sexuel, une allométrie positive, les points s'ordonnant autour d'une même droite. Il existe donc un point critique au point de rencontre avec la droite isométrique représentative des immatures. L'allométrie positive des femelles matures correspond à un coefficient α de 1,3. Les deux droites représentatives dans les deux

espèces de *Mullus* sont donc parallèles, celle relative aux *M. surmuletus* étant décalée vers le bas. Pour apprécier la validité de cette différence pondérale du foie entre les deux *Mullus* nous avons comparé les moyennes du R. H. S. relatives aux individus de 80 à 120 gr, en faisant abstraction de la légère variation du R. H. S. dans cet intervalle de poids. Nous avons un lot de 11 *M. surmuletus* au R. H. S. moyen égal à 1,29 (poids moyen des individus : 105 gr. 4) et un lot de 10 *M. barbatus* au R. H. S. moyen de 1,72 (poids moyen : 104 gr 2). Les écarts quadratiques moyens (« standard deviation ») sont respectivement $\sigma_1 = 0{,}2314$ et $\sigma_2 = 0{,}3249$ et le calcul du test de signification « t » (cf. LAMOTTE, p. 257) donne $t = 4{,}44$. Pour un coefficient de risque de 0,005 et pour $n = 19$ (10 + 11-2) on a $t = 2{,}86$, valeur bien inférieure à celle que nous avons trouvée. La différence entre les deux moyennes est donc nettement significative et non attribuable au hasard.

Nous retrouvons donc cette différence, déjà observée entre les femelles des deux espèces pour les ovaires, à savoir que, pour un poids total égal, le poids du foie est en moyenne plus faible dans le *M. surmuletus* femelle que dans le *M. barbatus*.

6. — Foie et R. H. S. dans les M. barbatus mâles.

Nous avons mis en évidence, dans les *M. barbatus* femelles, un cycle du R. H. S. non conforme à la conception classique, malgré la première

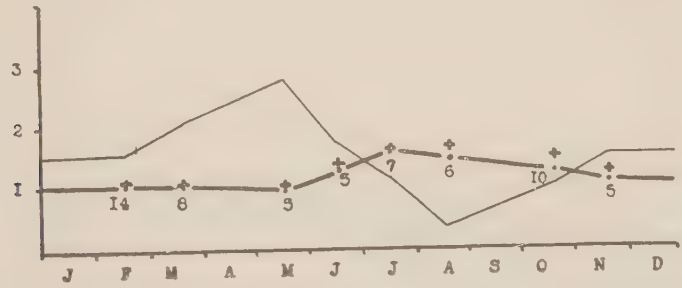


FIG. 40. — R. H. S. des *M. barbatus* mâles de 40 à 60 gr. Même légende que pour la fig. 39. Croix : coefficient de condition (voir le texte).

apparence. Avec les *M. barbatus* mâles nous arrivons à un cycle du R. H. S. complètement en désaccord avec les idées admises jusqu'ici.

Sur le graphique de la figure 40 est représenté le cycle du R. H. S. des individus de 40-60 gr et est reporté le cycle du R. G. S. des mêmes

individus. Il apparaît aussitôt qu'une sorte de corrélation inverse existe entre R. G. S. et R. H. S. : à un R. G. S. bas correspond un R. H. S. haut et inversement. De novembre à mai, pendant le palier hivernal du R. G. S. et son ascension de printemps le R. H. S. reste constant et égal, à peu de

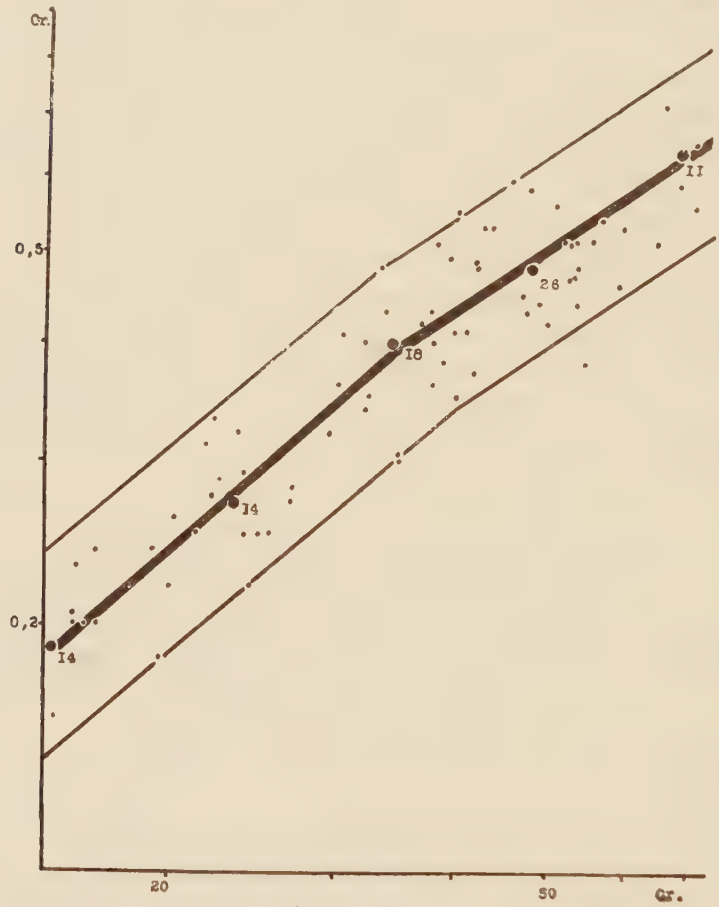


FIG. 41. — Poids total (absc.) et poids du Foie (ord.) des *M. barbatus* mâles de février à mai. Points individuels et points moyens (avec nombre d'individus ayant servi à les déterminer). 2 individus de 79 gr. et 5 individus inférieurs à 15 gr. non figurés.

chose près, à 1,0. Mais dès que le poids des testicules, au moment de la reproduction, a commencé à décroître le R. H. S. monte et, dès juillet, il atteint 1,5. En août, où les testicules épuisés sont au poids minimum, le R. H. S. se tient toujours aux environs de 1,5, mais dès octobre, alors que le R. G. S. est remonté et les testicules fluents, le R. H. S. baisse pour arriver en novembre à son palier de 1,0.

Cependant il est possible de soulever ici une objection, de vouloir expliquer la coïncidence entre la baisse du R. G. S. et la hausse du R. H. S. par la diminution du poids total due à la chute de poids des testicules : le rapport du poids du foie au poids total augmenterait ainsi, le poids du foie restant cependant constant. L'examen des chiffres donnant le

FIG. 42. — Poids total (absc.) et poids du foie (ord.) des *M. barbatus* mâles de juillet à septembre. Même légende que pour la fig. 41.

poids total, le poids des testicules et le poids du foie, atteste que cette explication ne saurait se soutenir. Pour le montrer nous avons effectué le rapport du poids du foie à la longueur, ou mieux, au cube de la longueur moyenne des individus dans chaque lot. C'est le « coefficient de condition », employé en particulier par HICKLING, qui élimine les variations de poids pouvant se produire pour une même longueur.

Nous obtenons ainsi une courbe presque confondue avec la courbe

du R. H. S., sauf d'août à novembre, où elle descend un peu plus lentement. Par conséquent l'objection que nous avons soulevée ne peut être valable. Il existe au cours du cycle annuel une variation inverse du R. H. S. et du R. G. S. dans les mâles de *M. barbatus*, comme s'il existait une sorte d'antagonisme entre foie et testicules.

L'étude des relations entre le poids total et le poids du foie, pour établir les relations allométriques pouvant exister entre eux, portera évidemment sur les deux phases de stabilité montrées par le cycle du R. H. S., c'est-à-dire sur juillet-septembre et février-mai. Les deux graphiques correspondants (fig. 41 et 42) font apparaître un fait extrêmement curieux. Au palier supérieur (juillet-septembre) les points représen-

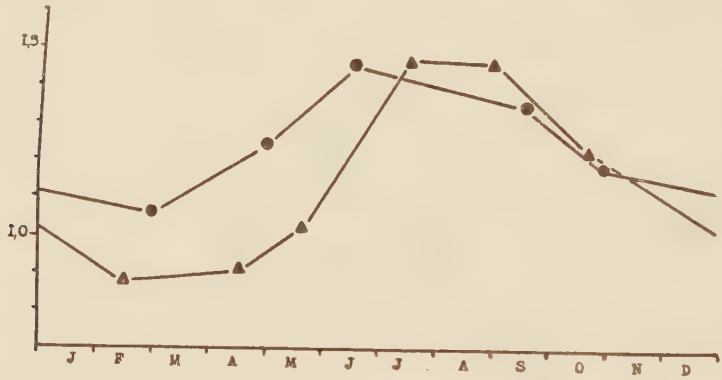


FIG. 43. — Cycle du R. H. S. des *M. barbatus* mâles de 15 à 30 gr. (cercles) et de plus de 60 gr. (triangles). Absc., mois ; ord., R. H. S.

tatifs s'ordonnent suivant une seule droite isométrique ($\alpha = 1{,}10$), la relation pondérale d'isométrie unissant le foie au corps chez les immatures se prolongeant dans les individus mâles en phase d'épuisement. Au palier supérieur par contre une seule relation ne suffit plus à interpréter correctement les faits : nous avons deux relations. A une allométrie faiblement négative ($\alpha = 0{,}9$) fait suite une allométrie négative nettement plus forte ($\alpha = 0{,}7$).

Nous retrouvons donc, pour le foie, le même phénomène que celui déjà mis en évidence pour les testicules, à savoir l'apparition d'un point critique pendant la phase de maturation, se plaçant aux environs de 30 à 35 gr. Ceci met davantage en relief encore la corrélation physiologique extrêmement forte existant entre le foie et les gonades.

La variation cyclique du R. H. S. des *M. barbatus* mâles, suivant que nous l'envisageons chez les jeunes ou les individus âgés, est donc

assez différente : pour la catégorie de 15 à 30 gr., c'est-à-dire les individus de moins d'un an, elle est à peine marquée ; pour les individus plus âgés elle s'accentue de plus en plus. C'est ce que montre la figure 43.

7. — Foie et R. H. S. dans les M. surmuletus mâles.

Pour les *M. surmuletus* mâles nous n'avons eu, comme nous l'avons déjà dit, que trop peu d'individus en maturation à notre disposition. Sur la figure 44 ont été reportées les données relatives au R. G. S. et au R. H. S. des individus supérieurs à 60 gr. A la période de repos sexuel correspond un R. H. S. assez haut qui, en octobre et novembre, alors que les testicules s'alourdissent, diminue notablement.

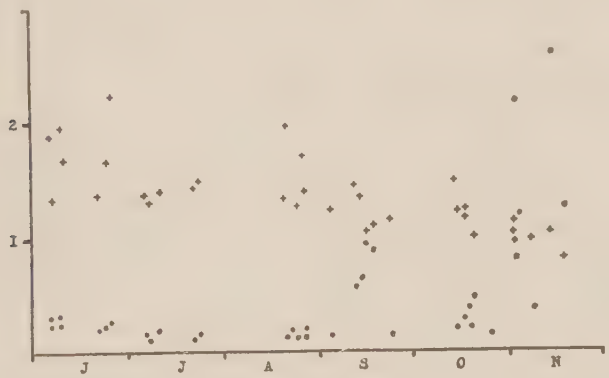


FIG. 44. — R. G. S. (points) et R. H. S. (croix) des *M. surmuletus* mâles de plus de 60 gr. (points individuels).

Par conséquent, malgré l'insuffisance des données, il semble probable que les *M. surmuletus* mâles suivent un cycle analogue dans ses grandes lignes au cycle des *M. barbatus* mâles.

Quant à la relation entre poids total et poids du foie son étude n'a pu être faite qu'au palier supérieur du cycle du R. H. S. pendant la phase d'épuisement des testicules : les points obtenus s'alignent avec les points correspondant aux individus immatures, traduisant la prolongation de la relation isométrique liant le foie au corps. Non seulement les individus immatures mais aussi les mâles pendant la phase d'épuisement, présentent dans les deux espèces de *Mullus* la même relation entre poids du foie et poids total. Il n'existe pas de différence pondérale pour le foie comme il en existe pour les testicules.

8. — R. G. S. et R. H. S. dans les deux Mullus.

L'étude détaillée du Rapport hépatosomatique nous a démontré combien ce rapport était en corrélation stricte avec le Rapport Gonosomatique étudié dans le précédent chapitre. Nous avons vu, au cours du cycle annuel, la dépendance étroite du R. H. S. par rapport au R. G. S., sa valeur variant en fonction des fluctuations de ce dernier. Aux phases de stabilité des *M. barbatus* femelles nous avons établi la corrélation existant entre le poids des ovaires et celui du foie. Dans les femelles des deux espèces, le point critique de puberté marqué par les ovaires, nous l'avons retrouvé pour le foie. Le point critique si intéressant des mâles de *M. barbatus*, séparant le comportement physiologique des individus d'un hiver de celui des individus plus âgés, nous l'avons mis en évidence aussi bien pour le foie que pour les testicules.

Mais si nous passons sur le plan interspécifique, alors que dans les femelles la différence pondérale entre les deux espèces se retrouve aussi bien pour le foie que pour les ovaires, dans les mâles, la différence dans le poids des testicules, à l'avantage des *M. barbatus*, ne trouve pas son analogue pour le foie. Celui-ci est aussi lourd, à poids du corps égal, dans les deux *Mullus*. Il semble y avoir là une anomalie.

L'explication est la suivante : la droite représentative, en coordonnées logarithmiques, des relations pondérales du foie au corps est la même dans les deux sexes et les deux espèces pour les immatures (isométrie). Le passage de l'état immature à l'état mature se marque pour les femelles par une augmentation de la pente (allométrie positive), correspondant au point critique. Les points critiques de puberté étant nettement séparés pour les deux espèces, le changement de pente se produit en deux points décalés de la droite unique correspondant aux immatures, et les droites relatives aux individus matures sont elles-mêmes décalées et parallèles.

Des mâles immatures aux mâles matures (en phase d'épuisement) la relation du foie au corps reste isométrique : le changement de pente est nul ; la même droite vaut pour les immatures et les matures des deux espèces.

En conséquence la différence dans le poids du foie existant entre les femelles des deux espèces ne correspond pas à une transposition sur le plan interspécifique de la corrélation étroite entre le foie et les gonades,

puisque les mâles ne marquent, pour leur part, aucune différence : elle est seulement l'effet du décalage des points critiques.

Il serait intéressant de rechercher ce phénomène dans d'autres espèces affines. Théoriquement, il donne la possibilité d'existence, entre espèces dont les points critiques de puberté sont très décalés, de très grandes différences dans le poids du foie et dans le R. H. S.

9. — Essai d'une interprétation générale du rôle du foie au cours du cycle sexuel dans les Téléostéens.

L'étude du foie et du R. H. S. des *Mullus* nous a donc montré un désaccord complet avec les conceptions de Millot et de Ranzi considérant cet organe comme un accumulateur des graisses destinées à l'élaboration des produits génitaux.

Que l'augmentation considérable de poids que peut subir le foie soit due à l'accumulation de matières grasses, cela ne peut plus faire aucun doute depuis les travaux de Deflandre, Millot et Ranzi. Plus récemment Falkenheim, chez les Sélaciens, n'a observé aucune destruction ni néoformation de cellules dans le foie malgré les variations pondérales importantes et a montré (par des mesures de la densité des noyaux dans un volume donné de tissu) que ces variations étaient en rapport avec des variations de volume des cellules hépatiques qui emmagasinent des lipides (avec en plus de ceux-ci, un hydrocarbure, le squalène, particulier aux Sélaciens).

Nous avons également fait pour les *Mullus* des évaluations de la densité nucléaire du foie. Les noyaux sont comptés, au moyen de la chambre claire, sur une surface de 0,01 mm² (100 μ × 100 μ), dans des coupes de 5 μ d'épaisseur. La moyenne est établie sur 10 mesures. Voici quelques résultats que nous avons obtenus :

M. barbatus ♂ 23-III-50 — 15,4 cm R. H. S. = 0,95 densité nucl. = 106.
M. barbatus ♂ 24-XI-49 — 10,8 cm R. H. S. = 1,43 densité nucl. = 86.
M. surmuletus ♀ 24-X-49 — 13,1 cm R. H. S. = 2,14 densité nucl. = 51.
M. surmuletus ♂ 28-XI-49 — 12,8 cm R. H. S. = 2,60 densité nucl. = 67.

Il se produit ainsi, dans les *Mullus* femelles, une augmentation des graisses dans le foie, au moment même où l'édification des œufs, dans les ovaires, nécessite un appel considérable des lipides de l'organisme. Cette grande demande de matériaux se traduit en particulier dans les

M. surmuletus par un prolongement de l'arrêt hivernal de croissance : celle-ci ne reprend souvent qu'à la fin de la ponte comme l'indiquent les écailles. Dans ces conditions il est impossible de considérer cette augmentation des matières lipidiques dans le foie comme une mise en réserve. Cela est d'autant plus impossible que cette réserve, paradoxalement, serait utilisée juste au moment où la demande de graisses diminue considérablement avec la fin de la ponte, et où les oocytes non expulsés voient leur vitellus résorbé et repris dans le métabolisme général.

Or, dans les Vertébrés supérieurs, le rôle du foie dans le métabolisme des graisses a depuis longtemps été souligné et, depuis quelques années, l'utilisation de composés marqués chimiquement a encore précisé cette connaissance. Baldwin (in « Dynamics aspects of Biochemistry », 1948) écrit que l'utilisation de graisses au deutérium démontre, qu'après leur absorption, la plupart des graisses ingérées vont d'abord aux dépôts graisseux d'où elles sont prélevées et transportées au foie quand le besoin s'en fait sentir.

D'autre part, si la teneur en lipides de la chair des *Mullus*, d'après la plupart des auteurs, est de 3 à 5 % (Cereso et Las Heras, Salgues, Puyal et Torres) et même 7,9 % (Carteni et Aloj), d'après El Saby elle est de 0,3 %. Or, dans les individus étudiés par ce dernier auteur, les glandes génitales étaient, soit au dernier stade de maturité, soit déjà vidées (juin 1933). Un peu plus tard en juillet le taux était remonté à 0,94 %. Il serait des plus nécessaire de compléter ces analyses en fonction du cycle sexuel, mais elles montrent cependant l'épuisement des lipides à la fin de la ponte.

L'interprétation la plus logique, d'après l'ensemble de ces données, est, à notre avis, d'attribuer à cette augmentation des graisses dans le foie un caractère non pas statique mais dynamique. Nous pensons que l'élévation du R. H. S., et l'élévation du taux en graisse du foie des *Mullus* femelles, est la répercussion du travail physiologique intense nécessité par la transformation des graisses demandées par l'élaboration des œufs.

Quant aux *Mullus* mâles l'évolution de leur cycle hépatique est encore plus opposée aux données classiques que pour les femelles puisque, pendant l'élaboration du sperme, le foie diminue et le R. H. S. baisse.

Si nous considérons maintenant d'autres Téléostéens, et d'abord la morue (*Gadus morrhua* L.), nous trouvons des phénomènes complètement différents. Bogucki et Trzesinski ont consacré un travail récent

(1950) à cette espèce. Ils ont déterminé chaque mois le pourcentage de graisses dans la chair et dans le foie sur 5 individus. Ceux-ci ont été étudiés sans distinction de sexe. La figure 45 reproduit leur graphique : la quantité de graisses dans la chair est très faible et varie peu, oscillant entre 0,1 et 0,4 %, alors que dans les *Mullus* l'amplitude des variations est beaucoup plus forte. Cette faible teneur est caractéristique des poissons dits « maigres » dont la morue est un exemple classique (LEGENDRE). La teneur du foie est par contre considérablement plus grande.

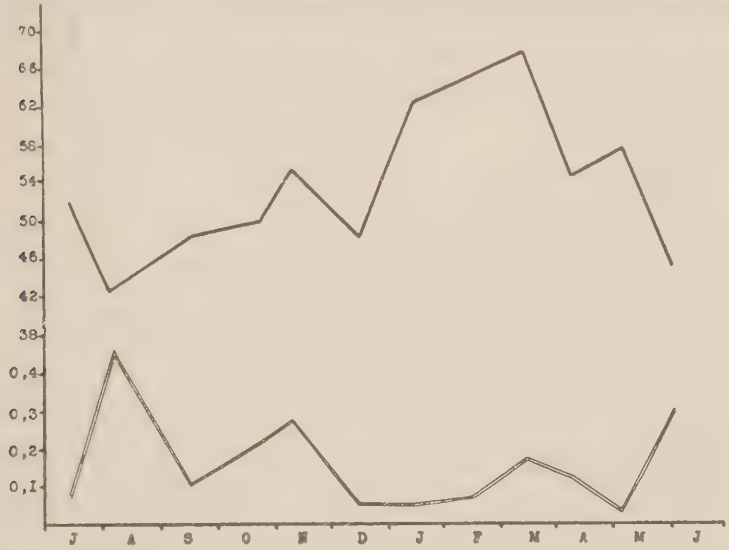


FIG. 45. — Pourcentages de graisses dans le foie (en haut) et dans les muscles (trait double) de *Gadus morrhua*, sans distinction de sexe. Abscisses, mois ; ordonnées, pourcentage. D'après BOGUCKI et TRZEZINSKI.

Elle va de 38 % à 66 %, le maximum se plaçant avant la période de ponte. Calculant à partir de ces données les quantités de graisses rapportées à un kilogramme de morue, les auteurs arrivent aux conclusions suivantes : les muscles contiennent en moyenne 0,64 gr de graisse alors que le foie en possède 23 gr, c'est-à-dire 36 fois plus.

Le foie a donc ici une fonction physiologique complètement différente de celle qu'il remplit dans les *Mullus*. Le foie fonctionne comme un accumulateur de graisses, celles-ci étant utilisées par les gonades au moment de la reproduction et pour les besoins énergétiques des individus qui, pendant la période de ponte, cessent de se nourrir.

Dans un travail plus ancien, BULL (1928) avait montré dans le *Gadus merlangus* L. des phénomènes analogues : à partir de ses données nous

avons calculé le R. H. S. et la quantité en grammes de graisses dans le foie pour les différents stades de l'évolution génitale (fig. 46). Le R. H. S. s'élève avec le début de la maturation (stade II-III), culmine avant la fin de celle-ci (stade IV) et redescend rapidement avec la ponte. Pendant cette évolution les muscles conservent un taux de graisses constant et faible de 0,3 %. Chez les mâles, malgré les données incomplètes, l'évolution du R. H. S. s'amorce comme dans les femelles, et l'évolution dans les deux sexes apparaît, à peu de chose près, équivalente.

Il existe dans ces deux espèces du genre *Gadus* une même physiologie du foie, complètement différente de celle que nous avons trouvée dans les

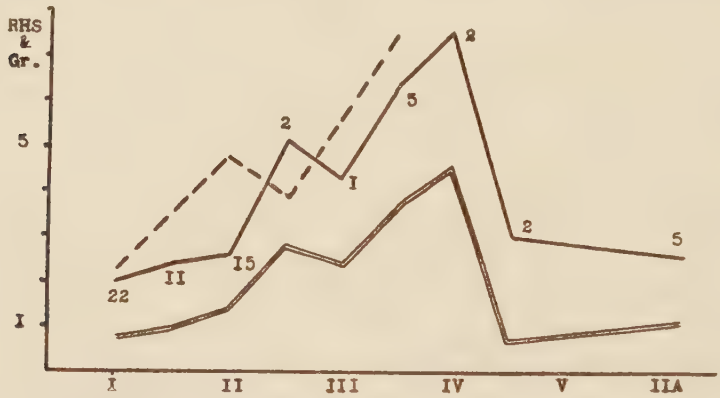


FIG. 46. — *Gadus merlangus* : R. H. S. (trait simple) et Poids (en gr.) de graisses dans le foie (trait double) des Femelles de 25 à 40 cm ; R. H. S. des mâles de 15 à 30 cm (trait discontinu). — I, immature ; II, au repos ; III et IV, maturation ; V, en ponte ; II A, « spent ». D'après les données de BULL.

Mullus. Il serait, nous semble-t-il, bien difficile de concevoir deux fonctionnements du foie encore plus opposés à l'intérieur des Téléostéens.

Nous allons maintenant passer en revue les données existant sur les variations du R. H. S. dans les Téléostéens en dehors des *Mullus* et des *Gadus* et essayer d'apprécier dans quelle mesure elles peuvent se rattacher aux deux types extrêmes que nous venons d'étudier.

A. — Le Hareng *(Clupea harengus)*. — Type des poissons « gras », le Hareng est bien connu pour sa capacité remarquable à emmagasiner dans ses tissus d'énormes quantités de matières grasses. Un certain nombre d'études ont été consacrées à ses variations de teneur en graisses (MILROY, JOHNSTONE, BRUCE, WIMPENNY, LOVERN et WOOD), mais si certains de ces auteurs ont fait quelques analyses du foie, seuls CHANNON et EL SABY ont effectué des mesures permettant de calculer le R. H. S. et le

R. G. S. et de les mettre en rapport avec les analyses de teneur en graisse qu'ils donnent par ailleurs.

De façon générale, en juin et juillet, s'opère un stockage des graisses dans les muscles et sous la peau. La teneur en graisse reste haute jusqu'à la ponte ; celle-ci est marquée par une chute brusque du taux des graisses bien mise en évidence en particulier par Lovern et Wood. Quant au foie, ces derniers auteurs le considère comme un organe de peu, sinon d'aucune importance, en tant que dépôt de graisse ; en fait, ils ne donnent aucune

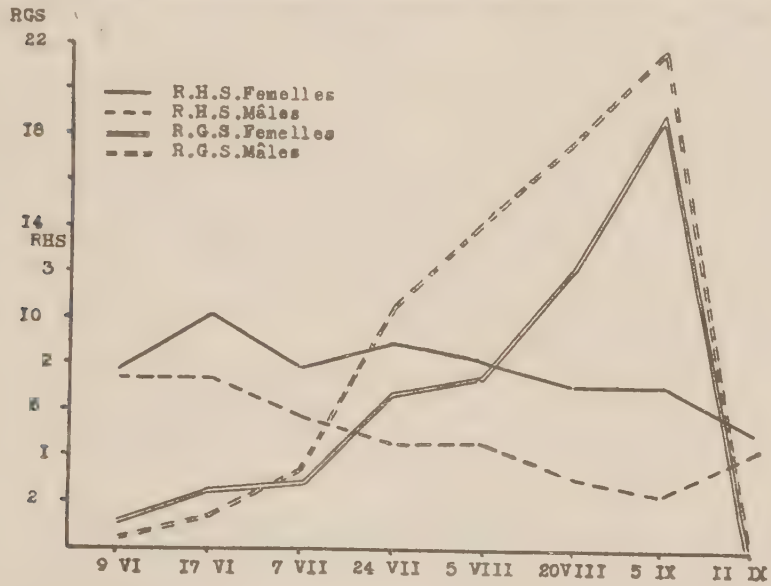


Fig. 47. — *Clupea harengus* : R. H. S. et R. G. S. d'après les données de Channon et El Saby.

donnée numérique permettant d'appuyer ce point de vue. Bruce et Wimpenny, indépendamment, insistent sur le transport du foie aux gonades des matières grasses, mais leurs données sont insuffisantes. A partir des données de Channon et El Saby, par contre, nous avons pu établir le graphique de la figure 47. On voit que le R. H. S. des mâles et celui des femelles, bien qu'ils partent de valeurs sensiblement égales et aboutissent, une fois la ponte finie, à des valeurs très proches, ont un sort bien différent au cours de la maturation ; cela ne semble pas avoir été noté par les auteurs. Nous retrouvons pour les mâles l'antagonisme entre R. H. S. et R. G. S. que nous avons observé dans les *Mullus* mâles. Quant au R. H. S. des femelles il reste relativement haut bien que légèrement descendant jusqu'à la ponte. Cependant il faut remarquer que la teneur

en matières grasses, aussi bien du foie des mâles que du foie des femelles, baisse continuellement à partir du milieu de la maturation, pour devenir très faible après la ponte.

Le bilan des pertes et des gains en acide gras dressé par CHANNON et EL SABY, d'après leurs analyses, pour la période correspondant à la maturation, s'établit comme suit : perte du foie, des mésentères et des muscles respectivement de 0,25, 2,65 et 3,76 et gain pour les gonades de 0,98 (en grammes). Cela montre que les pertes du foie ne peuvent avoir suffi à compenser la demande des produits génitaux ; il existe de plus une perte supplémentaire de 5,68 gr. d'acides gras, consommés sans doute pendant la phase finale de la maturation, où le hareng ne se nourrit pas.

Nous voyons donc qu'il n'est pas possible dans le Hareng de considérer le foie comme un accumulateur de graisses, et que cette espèce se rapproche beaucoup plus du type *Mullus* que du type *Gadus*. Cependant une étude plus poussée du R. H. S. serait très nécessaire, les données de CHANNON et EL SABY étant limitées à quatre mois et à un petit nombre d'individus, pour nous permettre de mieux comprendre le rôle du foie dans l'évolution sexuelle du Hareng.

B. — Le Merlu (*Merluccius merluccius* L.). — HICKLING a fait une étude extrêmement approfondie du cycle du foie dans sa monographie excellente sur le *Merluccius merluccius* L.

HICKLING ne donne pas le R. H. S., mais le coefficient de condition, rapport entre le poids du foie et le cube de la longueur. Mais, à partir de ses données, nous avons recalculé le R. H. S. et revu ses résultats. HICKLING ne donne pas le poids total des *Merluccius* mais le poids du poisson éviscéré. Pour le R. H. S. nous avons donc pris comme poids total ce poids, additionné du poids des gonades et du poids du foie ; ceci élimine le poids du tube digestif ; étant donné la masse considérable que peut représenter dans *Merluccius* le contenu stomacal, cette manière de faire se justifie pleinement.

Dans ses tables numériques HICKLING donne les moyennes des poids des gonades et du foie par tranches de tailles de 10 cm (70-79 cm, 80-89 cm, etc.). Nous aurions préféré, pour une meilleure appréciation des relations entre le R. G. S. et le R. H. S., une séparation par stades sexuels à l'intérieur de chaque catégorie de taille.

Des données de HICKLING il résulte qu'il existe dans *Merluccius merluccius* un cycle du R. H. S. en relation avec le cycle du R. G. S. (fig. 48). Les relations des deux cycles ne sont pas semblables exactement aux relations existant dans les *Mullus*. Le maximum du R. H. S. précède très nettement celui du R. G. S., ce qui s'accorde avec l'idée d'un transfert de matières grasses du foie aux ovaires, adoptée par HICKLING.

Mais, en fait, si l'on considère le R. H. S. avant la fin de la maturation, on voit qu'il existe une relation allométrique positive entre le R. H. S. et la taille des individus, le R. H. S. croissant du groupe 70-79 cm au groupe 100-109 cm. Par contre, au moment de la maturation et de la ponte, les écarts sont presque complètement réduits et les R. H. S. des différentes catégories très peu différents. Il s'ensuit que, pour le groupe 70-79 cm, il se produit, avec la maturation, une faible augmentation du R. H. S., pour le groupe 80-89 cm un palier ou une légère baisse et une baisse plus importante pour les deux groupes supérieurs. Les varia-

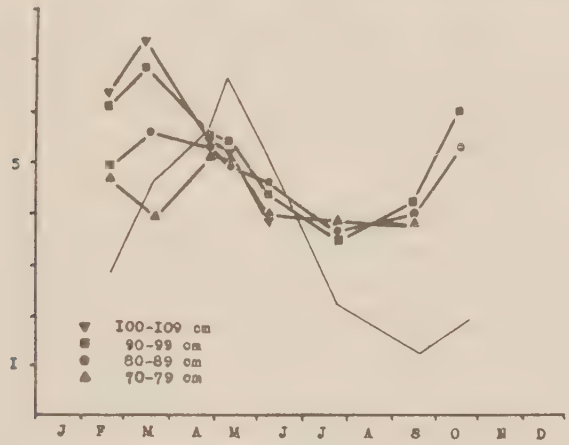


FIG. 48. — *Merluccius merluccius* : cycle du R. H. S. pour différentes catégories de taille de femelles matures. Trait fin : R. G. S. des individus de 90-99 cm. En abscisses, mois ; en ordonnées, R. H. S. et R. G. S. D'après les données de HICKLING.

tions du R. H. S. ne sont donc pas explicables seulement par la conception du foie accumulateur de réserves pour les gonades. Si le foie joue ce rôle dans le cas du *Merluccius*, ce ne peut être que partiellement.

Mais un autre fait intéressant, bien mis, celui-là, en évidence par HICKLING, est la variation du R. H. S. chez les femelles adolescentes. HICKLING appelle ainsi des femelles qui, sans arriver à maturation et participer à la ponte, montrent une accumulation de vitellus dans certains oocytes. Bien que les demandes de matériaux soient bien différentes pour les femelles adolescentes et les femelles mûrissant vraiment, les variations du R. H. S. sont du même ordre, à taille égale.

Chez ces femelles adolescentes il y a une augmentation du poids du foie coïncidant avec l'activité vitellogène des ovaires : il est logique de

voir dans cette augmentation le résultat de l'intervention du foie dans la mobilisation des graisses nécessaires à l'élaboration du vitellus.

Enfin, si nous considérons, dans la mise au point de Cereso et Las Heras, le pourcentage de graisse des muscles de *Merluccius*, nous voyons que celui-ci est loin d'être presque constant, comme pour les *Gadus morrhua* et *merlangus*, et qu'il oscille notablement entre les valeurs de 0,4 et de 2,7.

Quant aux *Merluccius* mâles ils ne diffèrent pas significativement des femelles et marquent une élévation simultanée du R. G. S. et du R. H. S.

Bien que *Merluccius merluccius* soit très proche systématiquement des *Gadus*, son type physiologique, en ce qui concerne les relations du foie et du cycle génital, est assez éloigné du type *Gadus*, et présente des points de rapprochement avec le type *Mullus*.

C. — Les Labridés (*Crenilabrus* sp.). — Abolins (1936), à Naples, a étudié quatre espèces de *Crenilabrus*, *C. pavo* Brünn., *C. mediterraneus* L., *C. ocellatus* Forsk. et *C. massa* Risso. Mais ses données sont insuffisantes et, si elles permettent de montrer chez les *Crenilabrus* femelles l'existence d'un cycle du R. H. S. à peu près parallèle au cycle du R. G. S., elles ne permettent pas d'aller plus loin dans le détail, bien qu'Abolins incline à considérer cette ascension du R. H. S. comme précédant légèrement le moment de la reproduction.

Pour les mâles, si, dans *C. mediterraneus*, il semble y avoir augmentation du R. H. S. lors de la reproduction, le R. H. S. de *C. pavo* ne montre pas de variations.

D. — Le *Gambusia*. — Remotti a décrit chez le *Gambusia Holbrooki* Grd. une diminution considérable du foie coïncidant avec la gestation, ce qui rapprocherait donc cette espèce du type *Gadus*. Mais les résultats de Remotti ne sont appuyés malheureusement par aucune donnée numérique qui permette de serrer de plus près le problème.

E. — Le Thon. *Thunnus thynnus* L. — Dans une publication de 1947, Frade, après avoir revu les données des auteurs précédents, établit très nettement le parallélisme existant entre le R. H. C. (rapport du foie au poids de la tête, plus facilement mesurable que le R. H. S.) et le rapport du poids des gonades au poids de la tête (R. G. C.). Au stade A et B, où le R. G. C. est maximum (supérieur à 8,5) le R. H. C. est également

à son maximum, 6,6 et 6,4 %, et à mesure que le R. G. C. baisse, le R. H. C. descend également. Nous n'avons pu trouver de données sur les variations de la teneur en graisse des Thons, mais ces données de FRADE nous inclinent à croire que dans cette espèce le fonctionnement du foie se rapproche beaucoup du type *Mullus*.

Cette revue des données actuellement acquises, nous montre combien de recherches sont nécessaires encore pour avoir une compréhension exacte du rôle du foie dans le cycle génital des Téléostéens. Les recherches à effectuer sont du domaine de la biométrie (nos résultats sur les *Mullus* étant, à ce jour, les seuls s'étendant au cycle complet d'un Téléostéen) et du domaine de la biochimie, les variations du poids du foie devant être étayées par des analyses de celui-ci et du reste de l'organisme.

Cependant, pour remplacer les conceptions admises jusqu'ici à peu près généralement, nous conclurons de cette revue que la physiologie du foie des Téléostéens, dans ses rapports avec l'élaboration des produits génitaux peut correspondre à deux types extrêmes.

1° *le type Gadus*, illustré par *Gadus morrhua* et *Gadus merlangus*, est caractérisé par une accumulation très importante des graisses dans le foie précédant la production des éléments génitaux. Les muscles conservent, par contre, une teneur très basse et constante en lipides. L'accumulation se produit aussi bien dans les mâles que dans les femelles. Ces graisses accumulées sont ensuite mobilisées et transférées aux gonades au cours de la maturation. Ce type de fonctionnement se retrouve dans les Sélaciens et très probablement dans les *Gambusia*.

2° *le type Mullus*, où le foie des femelles ne fonctionne que comme un transformateur des graisses, qu'il mobilise et rend aptes à l'édification du vitellus. Les muscles montrent des variations importantes de leur teneur en graisses, celles-ci étant transférées aux gonades. Les mâles se comportent bien différemment des femelles, leur foie montrant une sorte d'antagonisme avec les testicules.

Il ne nous semble pas que ces deux types se partagent de façon exclusive les Téléostéens, mais qu'ils doivent interférer pour donner des types de fonctionnement du foie intermédiaires et plus complexes *(Merluccius)*. De plus le régime de la ponte, suivant qu'il est lent ou rapide (avec accumulation énorme de produits génitaux brusquement émis : Hareng) doit également avoir sa répercussion et rendre plus complexes les types intermédiaires.

Nous sommes donc loin ici des idées de MILLOT qui séparait radicalement la physiologie du foie des Poissons avec sa fonction adipopexique intense, de la physiologie hépatique du reste des Vertébrés. Si le type *Gadus* répond bien à cette différence fondamentale, le type *Mullus* est très proche de ce que l'on observe chez les Vertébrés supérieurs.

En effet OLIVEREAU et LELOUP, dans leur travail sur la Roussette *(Scyliorhinus* (= *Scyllium*) *canicula* L.*)*, revoyant les travaux expérimentaux sur les Vertébrés supérieurs, concluent que les oestrogènes provoquent une hypertrophie notable de cet organe (le foie). Si les résultats expérimentaux pour les mâles et les produits androgènes sont divergents, ces auteurs rappellent cependant que « l'activité fonctionnelle du testicule s'accompagne chez le Pigeon (SCHOOLEY et RIDDLE) et le Canard (BENOIT) d'une régression du poids hépatique ». Par conséquent, sans vouloir entrer plus en détail dans la discussion, nous voyons que, dans les *Mullus*, les phénomènes accusés par le foie peuvent être mis en parallèle avec ce que l'on sait se produire dans les Vertébrés supérieurs, en particulier les Oiseaux, où l'influence des variations hormonales du milieu intérieur sur les variations du R. H. S. est, sinon complètement élucidée, du moins admise.

CHAPITRE V

SUR QUELQUES DISCONTINUITÉS ALLOMÉTRIQUES DANS LES JEUNES MULLUS

La croissance relative d'un certain nombre de caractères métriques des *Mullus surmuletus* de l'Atlantique a été étudiée par P. DESBROSSES. Ayant entrepris, dans un but comparatif, de reprendre leur étude pour les deux *Mullus* méditerranéens, nous nous sommes vite limités à quelques-uns seulement de ces caractères qui nous sont apparus plus particulièrement intéressants : longueur des nageoires pectorales, longueur des nageoires ventrales, longueur des barbillons, diamètre oculaire.

1. — Les Nageoires pectorales.

Les nageoires pectorales des *Mullus* comportent seulement des rayons mous articulés, dont le nombre varie légèrement autour de 16 et 17, sans

qu'il y ait de différences appréciables, sous ce rapport, entre les deux espèces (L. Fage, 1909).

Les mensurations de la longueur des pectorales ont toujours été faites de la même manière, au compas à pointes sèches, l'une des pointes étant placée à l'origine de la nageoire, dans le creux de la ceinture, à la base des rayons les plus longs (fig. 49).

Les individus ont été répartis en groupes de taille (voir fig. 6) (nous avons préféré ce terme groupe à celui de classe, employé en ichthyologie dans un tout autre sens, et qui pourrait prêter à confusion). Pour ces groupes nous avons utilisé les limites adoptées, en suivant les conceptions de G. Teissier (1935), par P. Desbrosses (1935), dans son étude sur le *Mullus surmuletus* atlantique. Dans chaque groupe la longueur moyenne (L) des individus et la longueur moyenne des nageoires pectorales (P) sont calculées. Ces résultats sont portés en coordonnées logarithmiques dans le graphique. Le nombre d'individus étudiés dans chaque groupe figure à côté du point représentatif.

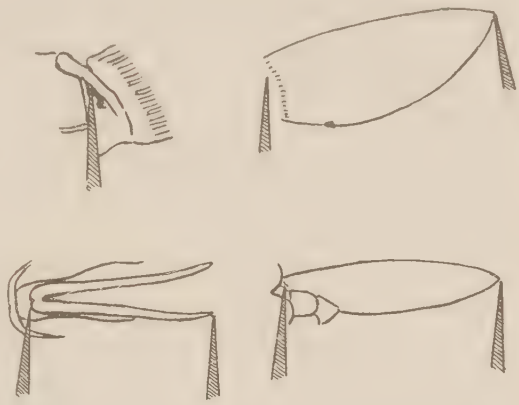


Fig. 49. — Pratique des mensurations sur les nageoires pectorales (avec emplacement du point origine sur le squelette), sur les barbillons et sur les ventrales.

a) *Mullus barbatus*. — Nous avons déjà fait connaître, dans une note préliminaire (1950), la différence dans la longueur des pectorales qui

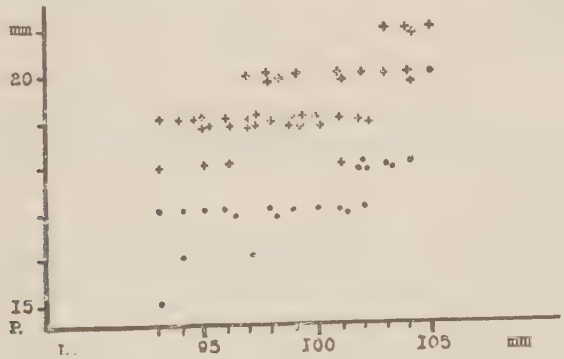


Fig. 50. — *M. barbatus* : longueur des nageoires pectorales dans les individus sennés (points) et chalutés (croix).

existe entre les jeunes individus pris à la senne, et ceux chalutés à partir de novembre dans la baie de Banyuls, par une trentaine de mètres de

profondeur. La figure 50 illustre cette différence pour des individus de 93 mm à 105 mm de longueur. Nous avons reproduit le graphique de notre première publication dans la figure 51.

Nous voyons que les points relatifs aux jeunes *barbatus* pris à la senne s'alignent de manière très satisfaisante suivant une droite que nous appellerons A. Il existe donc entre la longueur des pectorales P et la

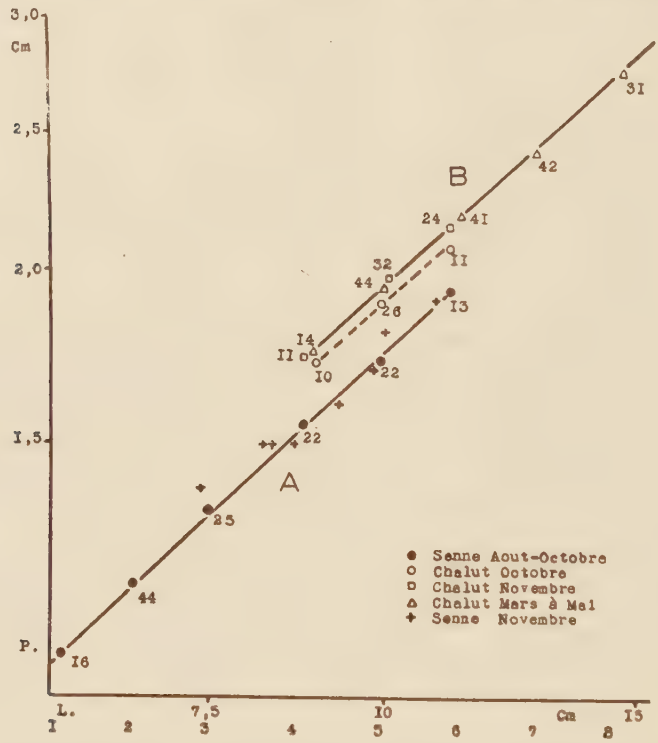


FIG. 51. — *Mullus barbatus* : croissance relative des nageoires pectorales ; données de 1949. En abscisses indication des groupes de taille. Près de chaque point le nombre d'individus correspondant.

longueur totale L, une relation d'allométrie du type $y = bx^{\alpha}$. Par détermination graphique on obtient la fonction suivante :

$$P = 0{,}175\ L^{0{,}93}$$

Si nous considérons maintenant les jeunes *barbatus* pris au chalut par les fonds d'environ 30 mètres, de mars à mai, nous voyons que les points représentatifs s'alignent encore sur une droite, désignée par B, différente de la droite A. La fonction correspondant à ces individus est :

$$P = 0{,}195\ L^{0{,}93}$$

Ces deux fonctions ont des coefficients b différents mais des coefficients α égaux, ce qui se traduit graphiquement par le parallélisme des deux droites A et B.

La croissance relative de la longueur des nageoires pectorales, en fonction de la longueur totale, est donc représentée par deux relations successives d'allométrie à coefficients α identiques, séparées par une discontinuité correspondant à une augmentation du coefficient b. Cette discontinuité traduit un allongement relatif des pectorales : à taille égale les individus pris au chalut à la fin de l'hiver ont des pectorales plus longues que les individus capturés à la senne au début de l'automne. Cet allongement, d'environ 2 mm pour une longueur de 20 mm, est de l'ordre de 10 %.

Les captures de jeunes *barbatus* au chalut pendant le mois d'octobre nous font saisir ce phénomène d'allongement en pleine réalisation. Les données obtenues pour les groupes 4, 5 et 6 fournissent trois points qui s'alignent de manière satisfaisante et le tronçon de droite obtenu est parallèle à A et B. La relation d'allométrie correspondant à ces individus possède donc un coefficient α égal à 0,93 et un coefficient b intermédiaire entre les coefficients 0,175 et 0,195. En fait, le tronçon de droite est plus proche de B que de A : l'allongement des pectorales est déjà très avancé. D'après ce que nous avons vu, en étudiant la biologie des jeunes *Mullus barbatus*, ceux-ci, à partir de la mi-septembre, délaissent peu à peu les petits fonds de sable, près de la côte, et arrivent sur les fonds de 25 à 35 m où le chalut les capture de plus en plus abondamment. Il y a coïncidence entre cette migration en profondeur et l'allongement des nageoires pectorales.

En novembre, le résultat des mensurations nous montre que l'allongement est terminé, les points représentatifs obtenus s'alignant parfaitement sur la droite B. Cet allongement se produit donc dans l'espace d'un mois.

Enfin, toujours sur la même figure, nous avons figuré les points individuels correspondant aux jeunes *barbatus* capturés à la senne en novembre et trop peu nombreux pour permettre d'établir des moyennes significatives. Malgré leur dispersion, qui est normale pour des points individuels, ils s'ordonnent, sans aucun doute, autour de la droite A et non suivant B. Les individus attardés sur les fonds de quelques mètres n'ont donc pas subi d'allongement des pectorales en novembre, bien que ce phénomène soit déjà terminé pour les individus vivant alors en pro-

fondeur. Ceci nous amène à voir dans la concomitance des deux faits, allongement et migration en profondeur non plus seulement une coïncidence, mais une corrélation.

Nous avions obtenu les résultats exposés ci-dessus avec les données de 1949. En 1950 nous avons suivi le phénomène à nouveau (fig. 52). Rappelons que, ainsi que nous l'avons montré, l'année 1950 a été anormale sous le rapport de la migration et de la croissance : la migration s'est produite plus tôt, amenant dès la fin août de petits *barbatus* sur les

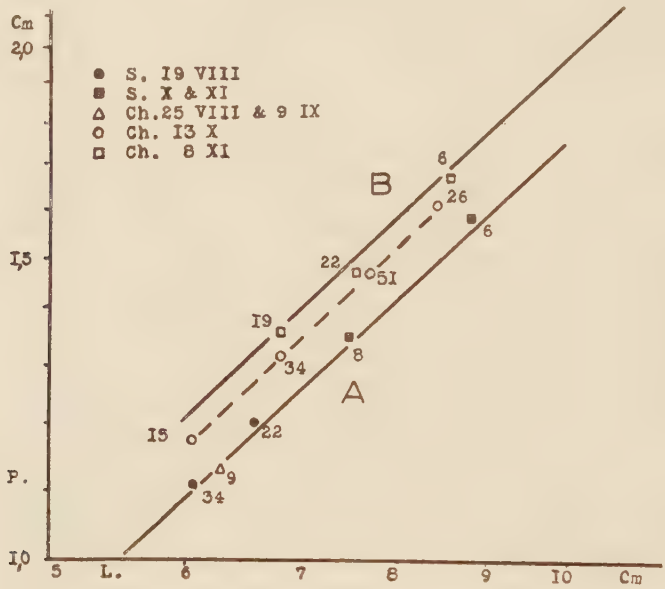


Fig. 52. — Longueur des nageoires pectorales (dans *M. barbatus* près de chaque point le nombre d'individus correspondant). Données de 1950. S = Senne ; CH = Chalut.

fonds de 30 m et plus, et la taille moyenne à l'arrêt de croissance, en automne, s'est abaissée de 10 cm à 8 cm 5. Les points représentatifs, pour les individus pris à la senne, s'alignent suivant une droite qui est à peine différente de la droite A précédemment définie et que nous avons reproduite sur la figure. La croissance relative des nageoires pectorales des *barbatus* vivant sur les petits fonds satisfait à la relation que nous avons déjà établie.

Dès la fin d'août et le début de septembre nous avons pris au chalut un certain nombre de jeunes *barbatus* ; leurs points représentatifs montrent que ces individus, qui sont parvenus sur les fonds de 30 m et plus depuis peu de temps, ne manifestent aucune trace d'allongement des

pectorales. Par contre à la mi-octobre l'allongement est devenu évident bien que non terminé.

Enfin, en novembre, nous constatons que l'allongement est achevé, les points obtenus se plaçant dans le prolongement de la droite B.

Pour donner un exemple plus concret voici les données relatives au groupe I (55-62 mm) comprenant 34 individus pris à la senne (plage de Fontaulé) le 19 août 1950 d'une part, et 14 individus chalutés le 13 octobre 1950 par 30 à 35 mètres de profondeur d'autre part. La longueur moyenne pour les deux lots est pratiquement la même : 60,23 mm et 60,27 mm. On a pour la longueur P la répartition suivante :

P. en mm. :	10	10,5	11,0	11,5	12,0	12,5	13,0	moyenne
19 août 50..	1	7	13	12	1	—	—	11,0735
13 oct. 50...	—	—	2	3	7	2	—	11,825

Le calcul des écarts quadratiques moyens (« standard deviation ») donne respectivement pour chaque lot $\sigma_1 = 0{,}439$ et $\sigma_2 = 0{,}430$. Le critère de l'erreur standard nous donne :

$$\sigma_e = \sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}} = 0{,}1376$$

Le rapport entre la différence des moyennes des deux lots et l'erreur standard nous donne $\frac{0{,}762}{0{,}1376} = 5{,}5$.

La différence des moyennes est de beaucoup supérieure à 3 fois l'erreur standard et est hautement significative (Lamotte, p. 261). La différence de longueur des pectorales entre les deux lots ne peut être attribuée au hasard de l'échantillonnage. Ceci confirme bien l'existence d'une différence dans la longueur des pectorales entre les individus pris à la senne en août et les individus migrés en profondeur et chalutés en octobre. Mais nous avons fait de plus la même vérification pour un lot de 31 jeunes *barbatus* de 72 à 81 mm (moyenne : 75,1 mm) chalutés le 13 octobre 1950 (30-35 mètres) et un lot de 8 individus pris à la senne en octobre et novembre 1950 (moyenne : 74,8 mm). Nous avons pour P la répartition suivante :

P. en mm. :	13,0	13,2	13,5	13,7	14,0	14,2	14,5	14,7	15,0	15,2	moyenne
Oct.-nov. Senne.	2	2	2	—	1	1	—	—	—	—	13,47
13 oct. Chalut...	—	—	3	2	2	3	8	4	5	4	14,51

Nous obtenons $\sigma_1 = 0{,}424$ $\sigma_2 = 0{,}526$

D'où $\sigma_e = 0{,}1773$

Le rapport entre la différence des moyennes des deux lots et cette erreur standard donne :

$\frac{1,04}{0,1773} = 5,7$ ce qui est hautement significatif. Cela montre la validité de la différence dans la longueur des nageoires pectorales entre individus migrés et individus non migrés.

En définitive nos résultats de 1950 confirment pleinement nos premières conclusions de 1949 : les jeunes *Mullus barbatus* ayant migré sur les fonds d'environ 30 mètres, au milieu de la baie, présentent un allongement des nageoires pectorales : les individus non migrés, au même moment, ne présentent pas cet allongement. Celui-ci est donc corrélatif du changement de milieu. Cet allongement est indépendant de la taille, même chez les individus les plus petits.

Il est à noter cependant que cet allongement peut ne suivre l'arrivée en profondeur qu'avec un certain décalage comme nous le montre l'exemple des jeunes *M. barbatus* chalutés en fin août et début septembre 1950.

b) *Mullus surmuletus.* — Dans les *Mullus surmuletus* nous allons retrouver les mêmes phénomènes que dans les *Mullus barbatus* (fig. 53). Cependant nous observons tout d'abord une différence : pour les petits *surmuletus* pris à la senne il apparaît qu'une seule formule ne peut retracer la croissance relative mais que les points obtenus se répartissent sur deux droites se coupant en un point critique. Au-dessous de 7 cm 5 la croissance des pectorales vérifie la fonction :

$$P = 0,126\ L^{1,18}$$

traduisant une allométrie positive : la pectorale croît plus vite que la longueur du corps. Au-dessus de 7 cm 5 ceci s'inverse et l'allométrie devient faiblement négative :

$$P = 0,205\ L^{0.94}$$

Nous retrouvons ensuite comme pour les *M. barbatus* une discontinuité entre les individus pris à la senne et ceux pris soit en profondeur soit en surface mais ayant, dans ce dernier cas, déjà passé un hiver.

A la relation $P = 0,205\ L^{0,94}$

fait suite la relation $P = 0,219\ L^{0,95}$

Les deux droites représentatives A' et B' sont parallèles, la différence entre leurs coefficients α étant inférieure aux erreurs de la détermination graphique.

A cette discontinuité correspond un allongement des pectorales d'environ 10 %.

Comme pour les *barbatus*, les individus s'attardant sur les fonds sableux de quelques mètres ne présentent pas d'allongement : pour le

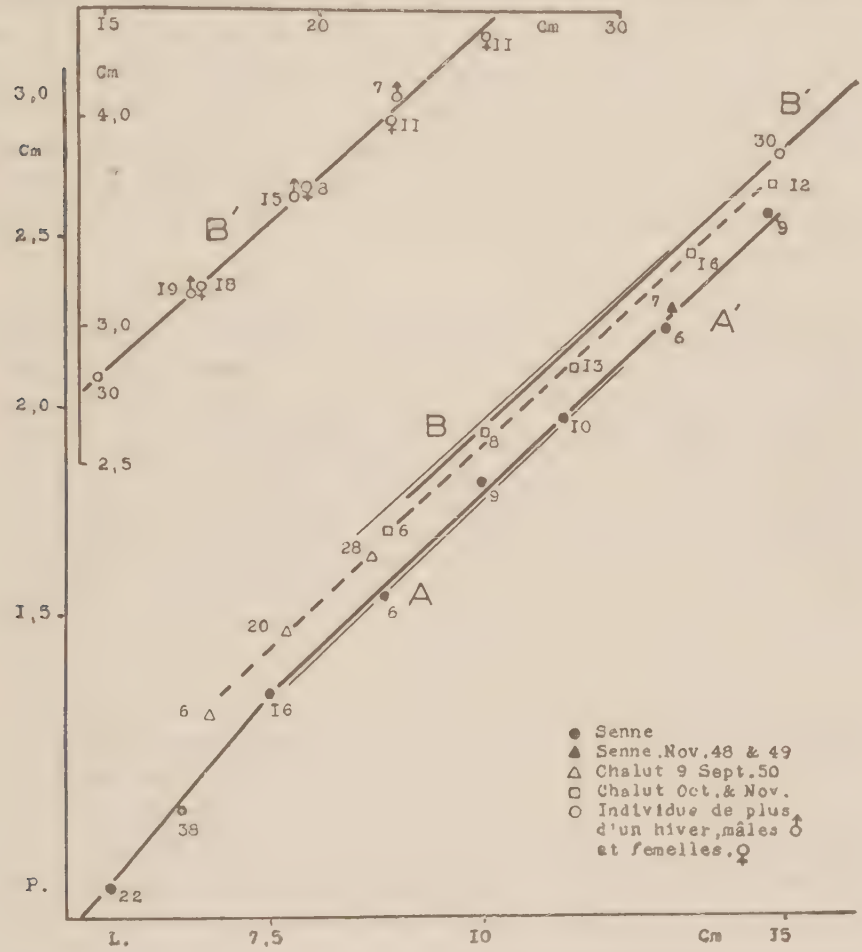


FIG. 53. — *Mullus surmuletus* : croissance relative des nageoires pectorales (près de chaque point le nombre d'individus correspondant).

groupe 121-137 mm nous avons séparé les individus pris à la senne en novembre : leur point représentatif se place sans équivoque sur la droite A'. Nous n'avons pu séparer par mois, étant trop peu nombreuses, les prises au chalut d'octobre et novembre : les points qui leur correspondent se placent en dessous mais très près de la droite B'.

Nous avons déjà parlé de la migration anticipée et anormale des jeunes *M. surmuletus* dans l'été 1950 : cette migration amenant en profondeur de jeunes *M. surmuletus* de petite taille (7 à 9 cm), s'est présentée, en quelque sorte, comme une expérience naturelle : si le changement de milieu était en corrélation avec l'allongement des nageoires pectorales celui-ci devait probablement pouvoir se marquer dans ces jeunes *surmuletus*. Nous l'avons vérifié : les individus capturés le 9 septembre 1950 en profondeur possèdent des pectorales plus longues de 7 à 8 % que celles des individus séjournant sur les petits fonds littoraux.

Dans les *Mullus surmuletus* existe, comme dans les *Mullus barbatus*, un allongement des nageoires pectorales corrélatif de la migration en profondeur.

Il n'existe pas pour la longueur des nageoires pectorales de différence sexuelle. Nous avons dans les individus supérieurs à 16 cm calculé séparément les moyennes pour les mâles et les femelles : il n'apparaît pas sur le graphique de différence notable entre les deux sexes.

Si nous comparons maintenant les deux espèces *surmuletus* et *barbatus* nous voyons que les droites A et A' coïncident à peu de chose près, de même que B et B'. Or « nous ne pouvons guère espérer déterminer α à une précision de beaucoup supérieure à 1 % et cette limite est même difficile à atteindre » (Teissier, 1934). Les pectorales des deux espèces suivent donc des relations d'allométrie pratiquement identiques au cours de leur croissance.

Le point critique qui existe dans les jeunes *surmuletus* ne constitue peut-être lui-même qu'une différence apparente : la métamorphose correspondant au passage du stade pélagique au stade benthique se fait, pour les *barbatus*, à une taille moindre que pour les *surmuletus* : il est possible qu'un point critique existe aussi pour les jeunes *barbatus* mais décelable seulement dans les individus inférieurs à 6 cm que nous n'avons pu étudier.

Dans l'introduction de ce chapitre nous avons signalé les recherches sur la croissance relative de P. Desbrosses dans les *Mullus surmuletus* de l'Atlantique. En ce qui concerne la longueur des pectorales cet auteur conclut à l'existence d'une allométrie d'abord positive, $P = 0{,}18\ L^{1{,}14}$, puis négative $P = 0{,}19\ L^{0{,}98}$ le changement de croissance s'opérant à 13 centimètres par un point critique. P. Desbrosses n'a pas séparé les individus étudiés suivant leur origine, et il nous semble probable d'après

ce que nous avons établi, que ce point critique soit artificiel. Si, dans les *Mullus surmuletus* que nous avons étudiés, nous réunissions les données sans distinction d'origine les points au-dessus de 15 cm ne seraient pas déplacés et correspondraient à une valeur de α égale à 0,95 qui est très proche de la valeur de α existant dans la deuxième relation de P. Desbrosses. Les points entre 8 et 15 cm seraient intermédiaires entre les deux droites A' et B', nécessiteraient, pour les joindre, une droite à pente α supérieure à 1,0 et feraient croire à l'existence d'un point critique. Nous pensons donc que la discontinuité avec allongement des pectorales doit exister également dans les *M. surmuletus* de l'Atlantique. Il serait intéressant de le vérifier et de déterminer dans quelles conditions elle se produit.

On peut se demander comment se fait, dans le détail, l'allongement de la nageoire et si l'étude détaillée des rayons ne pourrait donner des renseignements plus précis sur la marche de l'allongement et son stade dans chaque individu : il est en effet impossible d'apprécier l'état d'allongement dans un individu mais seulement dans un lot. L'allongement des différents rayons se fait (M. Prenant, 1937) en partie par la base et en partie à l'extrémité, où se forment continuellement de nouveaux articles ; de plus les articles proximaux se fusionnent avec le grand article basal. Cela explique que nos essais pour établir une méthode plus précise, utilisant par exemple le nombre d'articles par rayon, pour étudier l'allongement de la nageoire, n'aient pu aboutir.

2. — Les Nageoires ventrales.

Les nageoires ventrales des *Mullus* comportent six rayons dont le premier est simple et les cinq autres articulés. Comme pour les pectorales les mensurations ont été faites au compas (fig. 49).

Dès nos premières séries de mesures les nageoires ventrales se sont montrées s'opposer aux nageoires pectorales par leur stabilité. C'est ainsi que, sur le graphique de la figure 54, les points représentatifs, qu'ils correspondent aux individus de *M. barbatus* pris à la senne, à ceux chalutés en octobre et novembre, ou à ceux chalutés à la fin de l'hiver, s'alignent sur une même droite d'équation :

$$V = 0{,}160\ L^{1{,}05}$$

traduisant une allométrie de croissance faiblement positive. Nous ne trouvons aucune indication pour les nageoires ventrales de l'allongement si remarquable que nous avons constaté pour les pectorales.

Pour les *Mullus surmuletus* les résultats sont analogues : il n'existe ni discontinuité ni allongement des nageoires ventrales.

Le graphique fait apparaître, d'autre part, une modification dans la croissance ultérieure des nageoires ventrales marquée par un point critique : dans les *Mullus barbatus* à la relation $V = 0{,}160\ L^{1{,}05}$ fait suite

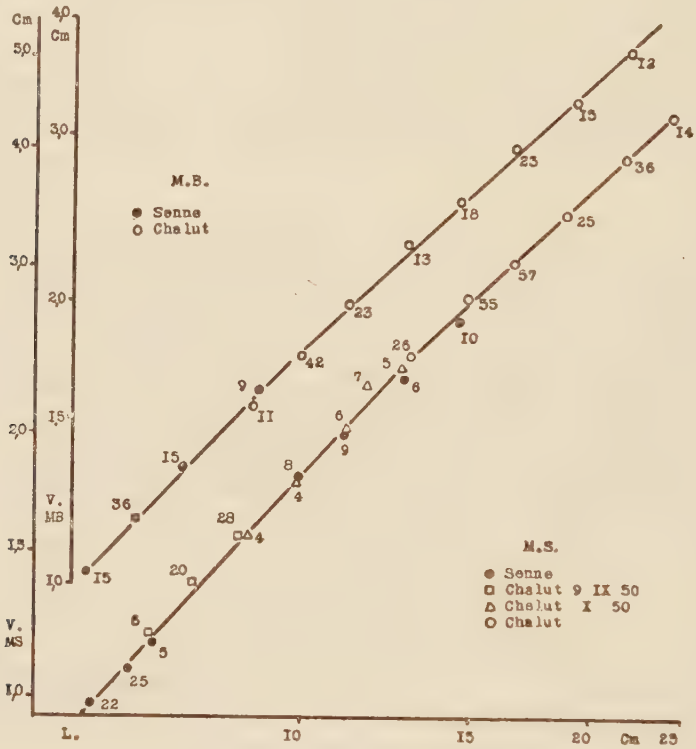


FIG. 54. — *M. surmuletus* (en bas) et *M. barbatus* (en haut) : croissance relative des nageoires ventrales (près de chaque point le nombre d'individus correspondant).

la relation $V' = 0{,}213\ L^{0{,}92}$ l'allométrie devenant faiblement négative. Le point critique correspond à une taille d'environ 10 cm.

Dans les *Mullus surmuletus* le point critique se place aux environs de 13 cm, et les deux relations successives sont :

$$V = 0{,}141\ L^{1{,}09} \quad \text{et} \quad V' = 0{,}217\ L^{0{,}93}$$

C'est dire, étant donné la faible précision de la détermination graphique de « α », que la croissance des ventrales dans les deux espèces de *Mullus* est très semblable : dans la première phase de croissance les droites

représentatives sont presque en coïncidence ; dans la deuxième phase elles sont parallèles, par suite du décalage entre les points critiques, mais très proches.

3. — Les Barbillons.

Les barbillons des *Mullus* proviennent, comme nous l'avons déjà indiqué, de la transformation de la première paire d'arcs branchiostèges :

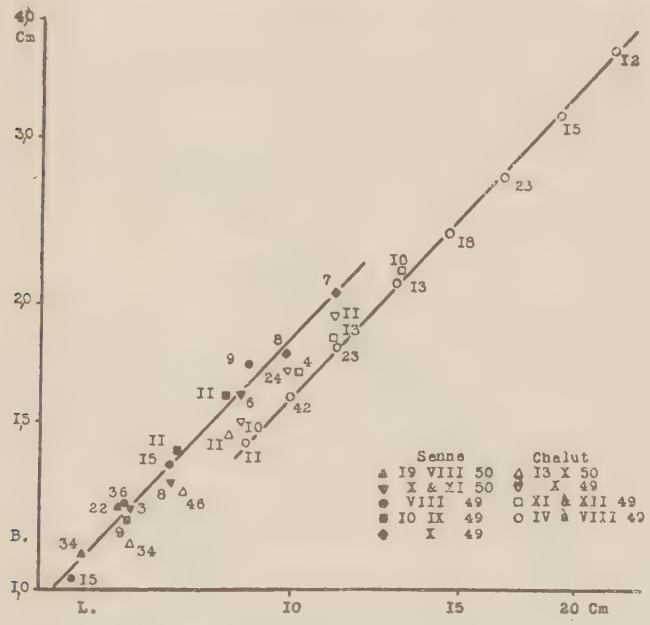


FIG. 55. — *M. barbatus* : croissance relative des barbillons (près de chaque point le nombre d'individus correspondant).

LO BIANCO a décrit et figuré cette évolution dans les tout jeunes *Mullus*. Ces barbillons possèdent donc un axe cartilagineux ; celui-ci est entouré d'une couche musculaire puis d'une couche conjonctive plus ou moins épaisse et, enfin, d'une couche épithéliale externe. Cette dernière présente la particularité de contenir un grand nombre de bourgeons gustatifs (ROULE et VERRIER). La fonction gustative a d'autre part été démontrée expérimentalement par MITUO SATO dans le Mullidé *Upeneus spilurus* Bleeker. Les barbillons ont donc un triple rôle, fouisseur, tactile et gustatif.

Les mensurations ont été faites au compas (fig. 49), les individus aux barbillons endommagés étant éliminés.

Comme pour les pectorales nous retrouvons ici dans les *Mullus barbatus* une discontinuité : la croissance relative se traduit graphiquement (fig. 55) par deux droites parallèles à coefficient α égal à 1,06, séparées par une discontinuité : la première droite correspond aux individus pris à la senne par quelques mètres de fond, la deuxième à ceux chalutés après le premier hiver. Les *M. barbatus* capturés au chalut

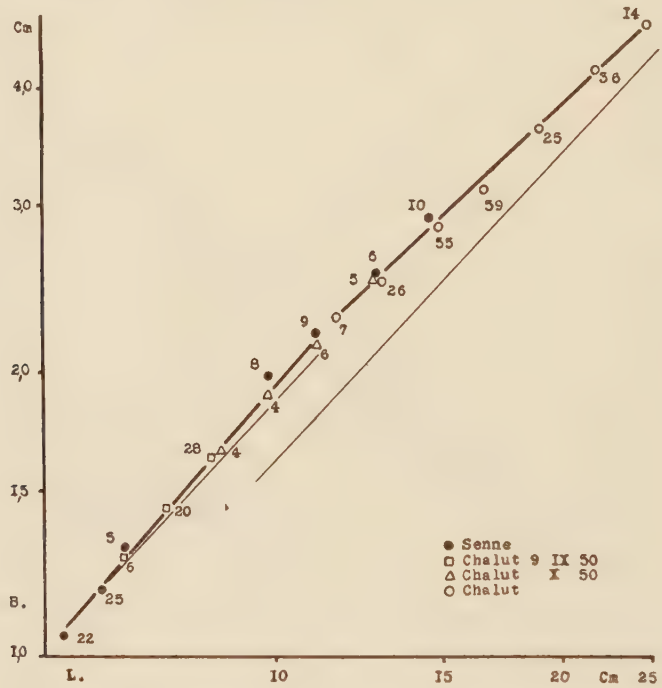


FIG. 56. — *M. surmuletus* : croissance relative des barbillons (près de chaque point le nombre d'individus correspondant). En trait fin, la croissance relative des barbillons de *M. barbatus*.

en octobre ou novembre fournissent des points situés entre les deux droites ou très proches de la deuxième.

Les deux relations d'allométrie successives sont les suivantes :

$$B = 0{,}164\ L^{1{,}05} \quad \text{et} \quad B' = 0{,}143\ L^{1{,}05}$$

Le phénomène observé pour les pectorales dans les jeunes *barbatus* se retrouve donc dans les barbillons mais en sens inverse : au lieu d'un allongement relatif il existe un raccourcissement relatif des barbillons en corrélation avec la descente en profondeur.

Mais alors que l'allongement des pectorales se retrouve dans les *Mullus surmuletus*, il existe au sujet des barbillons une différence radicale entre les deux espèces : les individus *surmuletus* qu'ils soient pris à la senne ou au chalut ne montrent, à longueur égale, aucune différence dans la longueur de leurs barbillons. La croissance relative des barbillons de *Mullus surmuletus* est représentée graphiquement (fig. 56) par deux droites, concourant en un point critique qui correspond aux individus de 11 à 13 cm. Il n'existe pas de discontinuité. Les équations des deux droites sont les suivantes :

$$B = 0{,}142\ L^{1{,}03} \text{ et } B' = 0{,}239\ L^{0{,}92}$$

La croissance relative des barbillons dans les deux espèces de *Mullus* diffère complètement : les *M. barbatus* montrent une discontinuité traduisant un raccourcissement relatif en rapport avec la migration en profondeur qui n'existe pas dans les *M. surmuletus*.

4. — Le Diamètre oculaire.

Nous avons mesuré le diamètre oculaire dans le sens antéropostérieur : l'individu est placé sur une platine mobile sous un microscope, à un faible grossissement ; un réticule oculaire sert de repère ; la platine porte une graduation en millimètres donnant son déplacement, un vernier permettant de lire le 1/10 de millimètre ; les deux bords de l'œil sont visés successivement et le diamètre mesuré par le déplacement de la platine mobile.

Sur la figure 57 sont reportés nos résultats concernant *Mullus barbatus* : les points correspondant aux individus pris à la senne en août s'alignent sur la droite d'équation.

$$O = 1{,}468\ L^{0{,}59}$$

marquant une allométrie fortement négative du diamètre oculaire. Aux individus chalutés en avril correspond une autre droite d'équation

$$O = 1{,}691\ L^{0{,}58}$$

parallèle à la première : il existe donc une discontinuité dans la croissance relative du diamètre oculaire correspondant à un agrandissement de l'œil : à taille égale un *M. barbatus* d'avril aura un œil plus grand qu'un individu pris à la senne en août. Il semble donc exister ici un phénomène tout à fait parallèle à celui observé dans les nageoires pectorales : à

l'allongement de celles-ci correspondrait un agrandissement de l'œil. Mais l'analyse détaillée infirme cette conclusion.

En octobre, alors que l'allongement des pectorales est très avancé, l'augmentation du diamètre oculaire est à peine commencé et atteint seulement le quart de son amplitude totale ; en novembre l'allongement des pectorales est terminé mais non l'agrandissement de l'œil qui ne s'achève qu'à la fin de l'hiver.

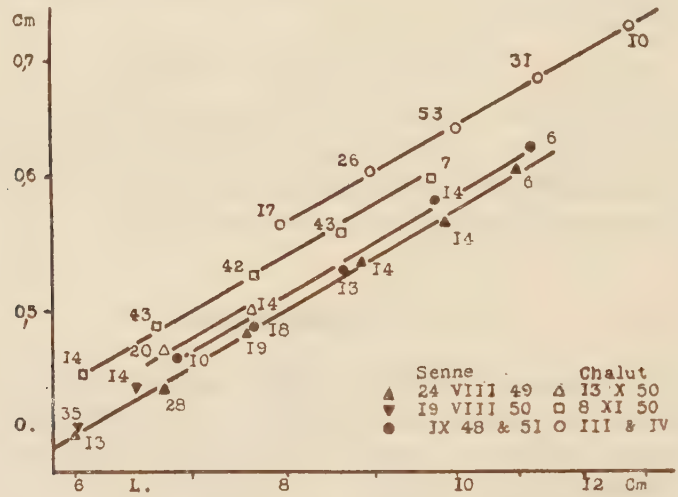


FIG. 57. — *M. barbatus* : croissance relative du diamètre oculaire.

Si nous comparons les moyennes d'août (senne) et du 8 novembre (chalut) le calcul confirme la validité de la différence qui ne peut être due aux hasards de l'échantillonnage : nous obtenons par exemple dans le groupe 63-71 mm, pour le rapport de la différence des deux moyennes et de σ_e, la valeur 2,86, supérieure à la valeur 2,58 qui correspond à un seuil de signification de 0,01 (coefficient de sécurité de 99 %).

Mais, de plus, les individus pris à la senne en octobre donnent des chiffres moyens qui concordent mieux avec ceux provenant des individus chalutés en octobre qu'avec ceux correspondant aux individus sennés en août.

L'agrandissement de l'œil et l'allongement des nageoires sont donc deux phénomènes différents entre lesquels n'existe pas de corrélation : l'agrandissement de l'œil se poursuit du début de l'automne jusqu'à la fin de l'hiver et est indépendant du changement de milieu.

L'examen des données obtenues sur les *M. surmuletus* confirme

pleinement ces conclusions grâce surtout à « l'expérience naturelle » dont nous font bénéficier les jeunes *M. surmuletus* chalutés anormalement le 9 septembre 1950 en profondeur (fig. 58). Les individus sennés en juillet 1950 marquent déjà un léger décalage par rapport aux individus de juin. Le décalage est considérablement accentué dans les individus de septembre également pris à la senne. Que se passe-t-il pour les jeunes *M. surmuletus* du 9 septembre 1950 dont la croissance, nous l'avons vu, a été très retardée ? Les points qui leur correspondent sont

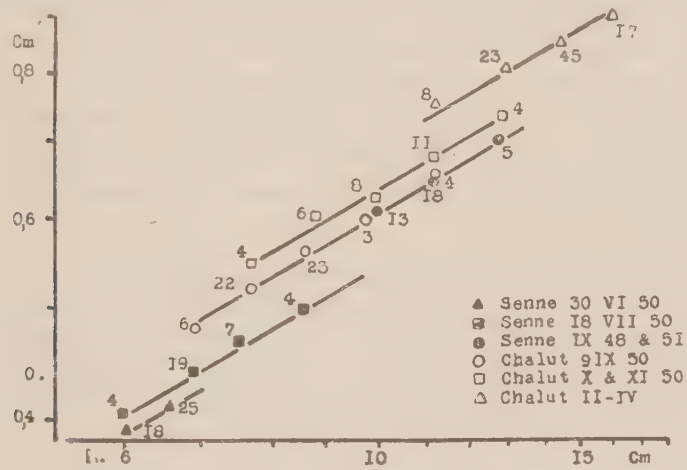


FIG. 58. — *M. surmuletus* : croissance relative du diamètre oculaire (près de chaque point le nombre d'individus correspondant).

complètement décalés par rapport aux points représentant les individus de juillet, mais s'alignent, sans équivoque, avec les points fournis par les *M. surmuletus* sennés en septembre et ayant effectué une croissance normale.

Ceci achève de nous démontrer que l'agrandissement de l'œil dans les jeunes *Mullus* est indépendant du milieu, indépendant de la taille et de la croissance en longueur et dépend uniquement de l'âge.

Rappelons que l'étude de l'angle du museau exposée au début de ce travail nous avait conduit à des conclusions du même ordre : « dans les jeunes *barbatus* de l'année, l'angle moyen grandit indépendamment de la taille depuis l'été jusqu'au printemps même lorsque la croissance en longueur se trouve arrêtée. » Il est normal de voir entre les deux phénomènes, agrandissement de l'œil, augmentation de l'angle du museau, une certaine corrélation : ceci est appuyé par la comparaison

de cet angle dans les jeunes *M. surmuletus* du 18 juillet 1950 et du 9 septembre 1950 : alors que l'œil s'accroît l'angle moyen du museau passe de 42° à 44°.

En définitive la croissance relative du diamètre oculaire dans les *Mullus* est représentée par deux droites parallèles séparées par une grande discontinuité, correspondant à un agrandissement de l'œil. Nos résultats nous permettent d'analyser ce qui se passe, en quelque sorte, à l'intérieur de cette discontinuité : la valeur du diamètre oculaire n'est pas fixée seulement par la longueur de l'individu mais dépend également de la date de la capture, c'est-à-dire de l'âge : il est possible de tracer à l'intérieur de la discontinuité une série de droites parallèles aux deux premières et correspondant aux différents mois depuis août jusqu'à mars et avril. Connaissant la longueur moyenne d'un lot d'individus et la date de capture, la valeur moyenne du diamètre oculaire est déterminée.

P. Desbrosses a étudié la croissance relative du diamètre oculaire du *M. surmuletus* atlantique : il note d'abord une allométrie très faiblement négative ($\alpha = 0{,}95$) ; après un point critique situé à 14 cm, α s'abaisse à 0,80 ; enfin à 30 cm se place une légère discontinuité. Comme pour la longueur des pectorales, nous croyons que le point critique n'existe pas réellement mais est une apparence due au mélange d'individus de provenances et d'âges variés.

5. — Interprétation des résultats.

Si nous comparons deux lots de jeunes *Mullus barbatus* de même longueur moyenne, l'un pris à la fin de l'été sur les petits fonds qui bordent la baie de Banyuls, l'autre capturé à la fin de l'hiver, par une trentaine de mètres, au milieu de la baie, nous constatons donc certaines différences morphologiques : dans ce dernier lot les pectorales sont plus longues, les barbillons plus courts, les yeux plus grands, le museau plus obtus. Dans les jeunes *M. surmuletus* nous retrouvons, dans des conditions analogues, les mêmes différences, à l'exception du raccourcissement des barbillons.

Ces différences ne possèdent pas un déterminisme commun : l'augmentation de l'angle du museau et l'agrandissement de l'œil sont des phénomènes de longue durée s'étendant sur plusieurs mois. De l'été à la fin de l'hiver se produit une transformation progressive de la région céphalique qui, si elle se trouve accompagner souvent la croissance en longueur, se continue même lorsque cette croissance est arrêtée, et en

est, en réalité, indépendante : sans liaison avec la taille des individus, cette transformation est également indépendante des conditions de milieu.

L'allongement des pectorales et le raccourcissement des barbillons sont, par contre, des phénomènes beaucoup plus rapides s'accomplissant en l'espace d'un mois, indépendants de la taille atteinte mais en rapport avec le changement de milieu provoqué par la migration en profondeur.

Précisons bien que, lorsque nous parlerons dans la suite d'allongement, il s'agira, non, pas de l'allongement correspondant à l'accroissement du corps et satisfaisant à la relation d'allométrie, mais de l'allongement supplémentaire qui correspond à la discontinuité que nous avons observée, c'est-à-dire d'un allongement relatif.

Nous allons essayer, dans ce qui va suivre, d'élucider le déterminisme de cet allongement des nageoires pectorales qui atteint, avons-nous vu, une amplitude de 10 % environ.

A la migration en profondeur correspond une modification importante des facteurs du milieu ambiant. La lumière diminue rapidement d'intensité avec l'augmentation de profondeur. La température, en fin septembre et octobre, diminue également en profondeur, mais nous manquons de données précises sur les conditions hydrologiques qui prévalent au moment de la migration. La pression augmente : cette augmentation reste faible aux profondeurs envisagées et ne nous semble pas pouvoir intervenir. Quant à la nature du fond, sable, roche ou vase, elle ne peut entrer en ligne de compte, les jeunes *M. surmuletus* migrés sur des fonds sableux présentant l'allongement des pectorales au même titre que les jeunes *M. barbatus* parvenus sur les fonds vaseux.

La lumière et la température apparaissent ainsi comme les deux facteurs principaux pouvant intervenir dans le déterminisme de l'allongement, mais nos connaissances se bornent là. Une étude poussée d'une part de la migration (utilisant en particulier des marquages) et, d'autre part, des variations d'intensité lumineuse et de température correspondant à cette migration, serait nécessaire dans l'avenir.

Il faut remarquer que, si la diminution d'intensité lumineuse ou l'abaissement de température sont à l'origine de l'allongement des pectorales, il ne serait pas impossible que ce phénomène puisse se produire sans migration, la température s'abaissant en surface à mesure que l'automne s'avance et l'intensité lumineuse subissant également alors une importante réduction. Dans certains *M. surmuletus* l'allongement pourrait peut-être se réaliser ainsi sans migration en profondeur, pendant les conditions défavorables de la mauvaise saison.

Si nous ne connaissons donc pas le déterminisme qui préside à l'allongement des nageoires à la suite de la migration, nous allons voir que certains faits nous donnent des indications sur le mécanisme interne qui intervient dans cet allongement.

Notons auparavant que l'allongement est indépendant de tout phénomène sexuel : il se produit aussi bien dans les jeunes mâles que dans les femelles. Nous avons déjà remarqué, à propos du développement sexuel des jeunes *Mullus*, l'absence de différence entre les individus pris à la senne et ceux capturés au chalut en octobre. L'exemple des jeunes *M. surmuletus* de 7 à 9 cm, très loin d'avoir atteint la taille de la puberté, qui, après leur migration anormale, ont montré un allongement des pectorales, confirmerait, s'il en était besoin, l'indépendance du phénomène d'allongement de tout phénomène sexuel.

Parmi les transformations qui marquent le passage de l'Anguille *(Anguilla anguilla)* sédentaire, ou Anguille jaune, à l'Anguille migratrice, ou Anguille argentée d'avalaison, les auteurs ont signalé depuis longtemps un allongement des nageoires pectorales ; sur cet allongement nous n'avons d'ailleurs trouvé, pour notre part, aucune donnée numérique précise. Or O. Callamand (1943) a montré que la transformation en Anguille argentée correspondait à une reprise d'activité de la thyroïde. Il y a coïncidence entre ce renouveau d'activité et l'allongement des pectorales.

O. Callamand rapporte également l'opinion de Schaeferna qui considère l'allongement des nageoires dans la Carpe et la Perche comme un signe d'hyperactivité hypophysaire, ainsi que les résultats d'expériences de Harms, qui, en faisant ingérer de la thyroxine, a obtenu, en particulier, l'agrandissement des nageoires pectorales dans *Boleophthalmus* et *Periophthalmus*.

Mais des expériences sur les Cyprinodontidés apportent des données encore plus intéressantes. C'est ainsi que Kroeckert (1935) a obtenu chez *Lebistes reticulatus*, en incorporant dans le régime alimentaire de la thyroïde, non seulement une exophtalmie, mais un allongement des nageoires, après douze semaines d'expérience. En utilisant la poudre de thyroïde Grobstein et Bellamy (1939) ont provoqué dans des *Platypoecilus*, en plus d'une exophtalmie marquée un allongement de toutes les nageoires.

Ces auteurs n'ont donné, dans leurs résultats, aucune donnée numérique. En collaboration avec J. Buser (1951) nous avons donc repris ces expériences sur *Gambusia affinis* et sommes arrivés aux conclusions suivantes : « la thyroxine aux doses de 5 ou 10 mgr. au litre produit,

chez les *Gambusia*, un allongement des nageoires pectorales d'environ 10 %, en l'espace d'une vingtaine de jours à 25° C. » L'action de la thyroxine se manifeste également par une exophtalmie marquée.

Par conséquent il a été possible dans ce dernier cas de provoquer un phénomène d'allongement de pectorales tout à fait semblable à celui observé dans les jeunes *Mullus* : allongement d'environ 10 % de la longueur totale de la nageoire se produisant dans un délai de quelques semaines. Le sort ultérieur de l'allongement dans les *Gambusia* n'a pu être suivi ; il serait bon de savoir si cet allongement se maintient une fois l'action de la thyroxine suspendue.

Il aurait été des plus utiles de faire des expériences semblables sur de jeunes *Mullus* : si ceux-ci sont relativement faciles à élever en petit nombre, des expériences valables comporteraient plusieurs dizaines d'individus et nécessiteraient des soins très importants, en particulier pour un approvisionnement satisfaisant en nourriture. Mais, même une fois cette difficulté levée, il serait pratiquement impossible de surmonter l'obstacle suivant ; les individus pris à la senne portent inévitablement de légères éraflures et des contusions aux nageoires ; celles-ci s'infectent rapidement en aquarium, provoquant des érosions des nageoires, en particulier à leurs extrémités. Cela rendrait illusoire tout travail biométrique expérimental sur les nageoires pectorales.

Les faits expérimentaux, mettant en évidence une relation entre un allongement des pectorales et l'hormone thyroïdienne, nous ont conduit à comparer histologiquement les thyroïdes des individus pris à la senne et des individus pris au chalut en octobre.

Il était nécessaire, pour une comparaison valable, de lever certaines difficultés : si les individus capturés à la senne peuvent être fixés pour ainsi dire immédiatement après la capture, la manœuvre du chalut oblige à un délai beaucoup plus long et les individus ramenés dans le fond du chalut sont entassés et comprimés, dans des conditions mauvaises, Or l'on sait toute l'importance des conditions de fixation pour une étude histologique de la thyroïde (cf. par exemple J. Buser, 1952 *a*). Pour éliminer les causes d'erreur nous avons opéré comme suit : la prise à la senne est divisée en deux lots ; le premier est fixé aussitôt ; le deuxième est conservé vivant dans un cristallisoir, en milieu confiné, pendant une heure, avant la fixation. Le coup de chalut par 30 m. de fond est limité à une durée d'une demi-heure : avec cette précaution les jeunes *Mullus*

ramenés à bord du bateau sont presque tous en vie et les individus sont fixés aussitôt. S'il est difficile d'apprécier les conditions défavorables endurées ainsi par les individus capturés dans le fond du chalut elles ne peuvent être pires que celles supportées par les individus sennés et conservés une heure en milieu confiné.

Comme dans tous les Téléostéens, la thyroïde des *Mullus* se présente sous forme de follicules séparés, répartis dans la région de l'aorte ventrale et ne s'individualise pas en glande définie.

Une difficulté importante pour évaluer l'activité de la glande réside dans le fait que certains follicules marquent un repos complet alors que les autres présentent une nette activité. Ces follicules se trouvent le plus souvent isolés de la circulation sanguine active ; ils sont à laisser de côté pour apprécier correctement l'activité thyroïdienne.

En avant de la fourche aortique existe une zone comportant de nombreux follicules groupés et bien irrigués : c'est cette zone que nous avons choisie pour l'étude comparative des différents individus (figure 59). Nous avons utilisé comme élément de comparaison la hauteur de l'épithélium folliculaire déterminée au micromètre. Pour chaque follicule la hauteur moyenne est évaluée par plusieurs mesures et l'opération est répétée pour 10 follicules : des mesures successives pour le même individu donnent des résultats concordants.

Nous avons ainsi, pour des *M. barbatus* de 6,5 cm à 9,5 cm pris à la senne le 12 octobre 1951, trouvé une hauteur moyenne de l'épithélium thyroïdien de 8,9 μ pour le lot fixé sans délai et de 8,8 μ pour le lot fixé après une heure d'attente. La fixation différée n'a donc pas eu de répercussion sensible sur l'activité de la thyroïde traduite histologiquement. Par contre dans un lot de 5 *M. barbatus* de tailles équivalentes (les deux premiers lots comportant respectivement 5 et 4 individus) pris au chalut le 13 octobre 1950, par environ 30 mètres de profondeur, et fixés dans les conditions que nous avons précisées, nous avons obtenu une hauteur moyenne de 10,1 μ. Malgré le nombre restreint des individus que nous avons pu nous procurer dans les conditions voulues, il apparaît que l'activité thyroïdienne, dans sa traduction histologique, se trouve accrue dans les jeunes *M. barbatus* vivant en profondeur par une trentaine de mètres et dont les nageoires subissent l'allongement.

Tout un ensemble de faits vient donc appuyer l'idée d'une corrélation entre l'allongement des pectorales et une augmentation d'activité thyroïdienne.

Il existe cependant deux objections.

D'après les travaux expérimentaux revus par Leloup et Olivereau (1951) l'augmentation de lumière et l'élévation de température auraient,

l'une et l'autre, une action plutôt favorable sur l'activité de la thyroïde : or ce sont les *Mullus* vivant en profondeur, c'est-à-dire dans des eaux plus froides et moins lumineuses, qui présentent la thyroïde la plus active. Il semblerait y avoir là une contradiction avec les données de l'expérience, si la mise au point de Leloup et Olivereau ne montrait

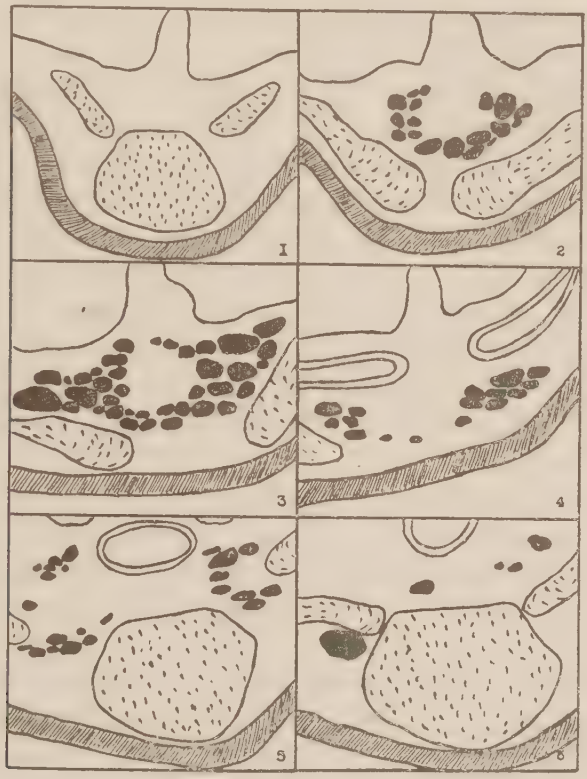


Fig. 59. — Schéma de la répartition des follicules thyroïdiens à différents niveaux de la zone antérieure de la thyroïde dans les *Mullus* : la région étudiée correspond aux niveaux 2 et 3. En 5 et 6 l'aorte et en 4 sa fourche antérieure. En pointillé le tissu osseux. En hachuré la couche épithéliale revêtant la cavité buccale. Dans la partie supérieure la cavité branchiale. En noir les follicules thyroïdiens.

également combien ces données expérimentales sont parfois en opposition et combien il serait nécessaire de reprendre les expériences avec précision.

Devant cette première objection on pourrait être amené aussi à concevoir une suractivation thyroïdienne s'instaurant avant la migration, et conditionnant à la fois celle-ci et l'allongement des nageoires : les individus dans lesquels s'établirait cette augmentation de l'activité

thyroïdienne migreraient en profondeur, et alors seulement. La migration anticipée des jeunes *Mullus* en 1950 et l'allongement de leurs nageoires pectorales nous empêchent d'admettre cette hypothèse.

La seconde objection est que, si, expérimentalement, les *Lebistes*, les *Platypoecilus* et les *Gambusia* montrent, en plus de l'allongement des nageoires, une exophtalmie marquée, et si la transformation en Anguille argentée s'accompagne d'un agrandissement de l'œil qui vient faire saillie, nous n'avons pas retrouvé de phénomène semblable dans les *Mullus*. L'agrandissement de l'œil dans ceux-ci est, avons-nous vu, un phénomène complètement indépendant de l'allongement des nageoires.

Mais l'exophtalmie elle-même a un déterminisme encore mal élucidé. Elle ne semble d'ailleurs pas avoir son origine immédiate dans l'augmentation du taux d'hormone thyroïdienne, puisque de nombreux auteurs ont établi une relation entre l'exophtalmie et l'hypersécrétion d'hormone thyréotrope (Leloup et Olivereau, 1950). Peut-être, d'autre part, pourrait-on expliquer cette absence d'exophtalmie en considérant que, dans les jeunes *Mullus*, l'action physiologique de l'hormone thyroïdienne est une action ménagée, et non une action brutale comme dans les expériences rapportées.

Au terme de cette discussion nous adopterons la conclusion suivante : l'origine de l'allongement des nageoires pectorales des jeunes *Mullus* est dans une modification des facteurs externes consécutive à la migration en profondeur, l'hormone thyroïdienne intervenant très probablement dans le mécanisme interne de cet allongement.

Les nageoires pectorales apparaissent d'autre part avoir une sensibilité particulière dans les Téléostéens. Alors qu'elles montrent dans les *Mullus* un allongement relatif de 10 %, les nageoires ventrales ne marquent aucun phénomène du même ordre. Dans les expériences sur les *Gambusia* (Buser et Bougis) l'action de la thyroxine, très nette sur les pectorales, est restée nulle, dans les mêmes conditions, sur la caudale ; ce n'est que dans les expériences de Kroeckert et de Grobstein et Bellamy, comportant des actions très longues et sans doute plus massives de l'hormone thyroïdienne, que l'allongement s'est étendu à toutes les nageoires. Enfin J. Buser (1952) a montré que, pour des nageoires sans rayons épineux, par exemple dans les Girelles *(Julis)*, la régénération était plus rapide dans les nageoires pectorales. Tout ceci concourt à attribuer à ces nageoires une sensibilité spéciale.

Rappelons enfin la curieuse différence, en ce qui concerne la croissance

relative, entre les barbillons des jeunes *M. barbatus* et ceux des *M. surmuletus* pour laquelle nous ne voyons pas, pour le moment, d'explication.

6. — Les discontinuités allométriques.

L'étude de la croissance relative et l'emploi de la relation allométrique $y = bx^{\alpha}$ ont permis de mettre en évidence, dans la croissance, des étapes séparées par des points anguleux, ou points critiques, et par des discontinuités. Une des premières discontinuités mises en évidence est sans doute celle que G. Teissier a montré exister dans les *Macropodia* (1933), entre les mâles « faibles » et les mâles « forts ». Depuis, bon nombre de ces discontinuités ont été signalées aussi bien dans les Invertébrés que dans les Vertébrés.

Points anguleux et discontinuités sont considérés comme correspondant fréquemment à des modifications importantes dans le jeu des corrélations humorales (G. Teissier, 1948). Dans la plupart des exemples publiés, les discontinuités ont été mises en relation avec le développement génital ou l'activité sexuelle. Dans l'allongement des pectorales, nous avons montré comme très probable une intervention non plus de nature sexuelle, mais thyroïdienne.

Les discontinuités que nous avons étudiées sont d'autre part intéressantes en ce qu'elles mettent en évidence leur « structure ». L'intérêt et le succès de la relation d'allométrie sont dûs, en grande partie, au fait que cette relation élimine le facteur temps, c'est-à-dire l'âge des individus, puisqu'elle ne fait intervenir que les valeurs de x et de y. Elle postule (toute autre relation en x et y le postulerait également) que « chez l'organisme étudié, la forme, la structure ou la composition chimique d'un individu placé dans des conditions données, ne dépendent que de ses dimensions, non pas de son âge » (G. Teissier, 1948). Cette élimination du facteur temps ne se trouve en défaut que dans les discontinuités : à l'intérieur de celles-ci, à une même valeur de x peut correspondre théoriquement une infinité de valeurs de y comprises entre une valeur minimum (ou maximum) correspondant à la première relation allométrique et une valeur maximum (ou minimum) correspondant à la deuxième relation. Le passage d'une valeur à l'autre n'est pas instantanée ; elle se fait en fonction du temps.

La croissance relative des pectorales et du diamètre oculaire viennent

nous montrer que ce passage d'une relation à l'autre ne se fait pas de façon désordonnée : dans le cas des pectorales, les points correspondant aux individus où l'allongement est en cours, s'alignent sur une droite parallèle aux deux droites représentatives.

Mais c'est dans la discontinuité enregistrée dans la croissance du diamètre oculaire que la « structure » apparaît le mieux : la discontinuité s'étend ici sur plusieurs mois ; or pendant ce long intervalle la valeur de ce diamètre n'est pas quelconque mais telle que, pour chaque période de cet intervalle, on pourrait donner une relation allométrique valable unissant la longueur totale au diamètre oculaire. Graphiquement on peut représenter ceci en traçant, à l'intérieur de la discontinuité, une série de tronçons de droite parallèles entre eux et parallèles aux droites représentatives.

Ce dernier exemple nous montre comment à l'intérieur d'une discontinuité le facteur temps peut venir s'insérer et coexister avec la relation allométrique : entre les deux relations successives $y = b_1 x^\alpha$ et $y = b_2 x^\alpha$ y et x sont liés par une série de relations allométriques possédant même coefficient α mais où b, entre les valeurs b_1 et b_2 est fonction du temps, ce qu'on peut symboliser en écrivant : $y = f(t)\ x^\alpha$, relation valable à l'intérieur de la discontinuité.

Nous ne pensons pas que cet exemple fourni par le diamètre oculaire des *Mullus* soit un cas isolé, mais seulement un cas extrêmement favorable pour l'étude. Sans doute dans le cas de discontinuités considérables, existant par exemple entre les ovaires au repos et les ovaires mûrs, doit-il exister un ordonnancement analogue faisant intervenir le temps et la relation allométrique. Mais ici le facteur temps ne doit pas s'assimiler simplement à l'âge, mais à une suite de stades physiologiques difficiles à apprécier : α étant différent pour les deux relations extrêmes devra, comme b, être fonction du temps à l'intérieur de la discontinuité.

Chapitre VI

LES RELATIONS ENTRE LES DEUX MULLUS

Au terme de ce travail il nous reste à examiner l'hypothèse émise en 1933 par Remotti sur les rapports existant entre les deux *Mullus*.

Le point de départ de Remotti réside dans l'observation, parmi des

populations de *M. surmuletus* typiques des environs de Gênes, de petits individus présentant les caractères du museau de *M. barbatus*, mais possédant toute la vivacité et la variété de coloration propres aux *M. surmuletus*. Cette observation démontre, pour Remotti, la possibilité de l'association de caractères des deux formes de *Mullus* sur le même individu : les caractères *barbatus* et *surmuletus* ne sont donc pas deux touts séparés et indépendants, mais peuvent parfois s'associer.

Dans ces individus, présentant une mosaïque de caractères *barbatus* et *surmuletus*, Remotti relève l'existence, de façon constante, d'une tuméfaction de la partie antérieure du plancher de la cavité buccale, tuméfaction correspondant à un état de la thyroïde qu'il considère comme très actif. Étudiant alors la thyroïde des deux formes de *Mullus*, Remotti observe une grande variété d'aspect pouvant se ramener à deux types principaux, l'un à tissu épithélial interstitiel rare, à follicules amples possédant un épithélium cubique relativement haut, présentant une active circulation sanguine, l'autre montrant des follicules de taille moyenne, séparés par du tissu solide compact, et une circulation peu active. Le premier type correspond, pour Remotti, à une activité plus intense de la thyroïde et se retrouve plus particulièrement dans les *M. barbatus* ; le second traduisant une activité réduite, caractérise le plus souvent *M. surmuletus*.

Partant de ces deux éléments : possibilité d'association sur un même individu de caractères des deux *Mullus*, aspect différent de la thyroïde dans les deux espèces, Remotti aboutit à l'hypothèse suivante : les deux *Mullus* correspondraient à une espèce unique, *Mullus mediterraneus* ; le type *barbatus* et le type *surmuletus* ne seraient que deux aspects différents de la même espèce fondamentale sous des conditions humorales différentes, des « variantes endocrines » pour reprendre l'expression de Fage et Veillet (1938).

Voici, brièvement exposée, l'hypothèse de Remotti. Vérifiée elle apporterait en biologie un exemple extrêmement intéressant de deux formes qui, assez différentes pour avoir été considérées par beaucoup d'auteurs comme deux espèces, seraient conditionnées par l'activité plus ou moins grande d'une glande endocrine.

Nos résultats ne permettent malheureusement pas de la confirmer : nous avons montré l'existence irréfutable de caractères distinctifs nécessitant la séparation spécifique des deux formes. De plus nous nous expliquons très bien les individus à museau obtus du type *barbatus* et à couleurs

brillantes du type *surmuletus* : les jeunes *M. barbatus* vivant par quelques mètres de profondeur répondent parfaitement à cette description. Nous avons pu observer en aquarium une même intensité de coloration dans les jeunes des deux espèces. Mais ces jeunes *M. barbatus* ne nous ont jamais présenté de tuméfaction de la région antérieure du plancher de la cavité buccale et leurs thyroïdes nous ont montré des stades variés d'activité.

Il est cependant possible de conserver l'hypothèse de Remotti sous une autre forme. Ne pourrait-il pas exister entre les deux espèces une différence dans l'intensité du fonctionnement thyroïdien ?

Les données que nous apporte Remotti sur les deux types thyroïdiens sont vagues et, si les fixations ont été faites au repos sexuel, aucune indication n'est fournie, par ailleurs, sur la date et les conditions de fixation. Mais en 1947, M. Olivereau a publié une étude comparative précise : cet auteur a étudié, à Banyuls, en août, les thyroïdes de 15 *M. barbatus* et de 15 *M. surmuletus* obtenant, pour la hauteur moyenne de l'épithélium folliculaire (moyennes obtenues sur 150 follicules dans chaque espèce), 8 μ dans *M. surmuletus* (fluctuation probable : ± 0.404) et 11 à 12 μ dans *M. barbatus* (fluctuation probable ± 0,541). D'après l'histologie il existe donc une activité supérieure de la thyroïde dans les *M. barbatus*. Mais ce résultat ne permet pas d'énoncer des conclusions générales : les individus étudiés, surtout des femelles, ont été capturés en août, en état de repos sexuel. Or, si nous nous reportons à notre étude du cycle sexuel dans les deux espèces, nous constatons qu'au début d'août les *M. surmuletus* sont depuis un mois et demi au repos alors que, pour les *M. barbatus*, celui-ci ne commence que dans la deuxième quinzaine d'août. Les deux *Mullus* ne sont donc pas dans des phases identiques de leur cycle sexuel, même en présentant des gonades au repos, et leurs conditions physiologiques ne sont pas comparables. Il n'est pas possible d'affirmer que la différence histologique soit une différence fondamentale de fonctionnement thyroïdien entre les deux espèces, plutôt qu'une conséquence d'états physiologiques différents.

Ceci nous montre la difficulté de la comparaison. L'activité thyroïdienne dépend des conditions génitales et des conditions externes. Il peut être facile de comparer l'activité dans deux espèces vivant dans les mêmes conditions d'habitat et possédant des cycles sexuels simultanés. Il n'en va plus de même lorsque les deux espèces présentent un décalage du cycle sexuel et que les conditions d'habitat, température et luminosité

en particulier, sont différentes : il ne semble plus guère possible alors d'aboutir à une conclusion valable qu'en évaluant, une fois connu le cycle annuel, l'activité thyroïdienne absolue dans chaque espèce et en comparant ces activités absolues, compte tenu des corrections nécessitées par les conditions d'habitat différentes.

Une telle étude nécessiterait non seulement de recourir aux critères histologiques, mais également, et surtout, aux critères biochimiques. Elle suppposerait une exacte connaissance expérimentale des variations d'activité thyroïdienne en fonction des variations des facteurs externes qui, avons nous vu, n'existe pas encore. Si une telle étude comparative n'est pas impossible à entreprendre, elle ne pouvait rentrer dans le cadre de notre travail.

L'hypothèse de Remotti d'une différence thyroïdienne entre les deux *Mullus* reste donc à vérifier.

Il n'en est pas moins vrai que, mis à part les caractères distinctifs sûrs, mais minimes, que nous avons mis en évidence, les deux espèces de *Mullus* sont extrêmement proches et leurs différences existent surtout sur le plan physiologique. Nous avons en effet montré que dans *M. barbatus* l'importance de la sexualité est plus grande que dans *M. surmuletus*, et que cette différence devait être mise en relation avec la différence de croissance. La différence quantitative de coloration du corps et la différence de consistance des téguments sont peut-être également justiciables d'un déterminisme physiologique.

Conclusion.

Par ces recherches comparatives sur les *Mullus* méditerranéens, si nous sommes loin d'avoir épuisé les principaux problèmes concernant les relations des deux *Mullus*, nous avons enfin résolu la longue controverse de l'espèce unique et des espèces séparées. Nous avons montré que des critères morphologiques permettent de séparer *Mullus barbatus* de *Mullus surmuletus* et avons vérifié, sur des milliers d'individus, la validité de ces critères. Nous avons montré que des différences physiologiques dans la croissance et dans la sexualité correspondent à la différence spécifique.

Mais, de plus, ces recherches sur les *Mullus* nous ont permis d'apporter des contributions à des problèmes biologiques importants : pauvreté ichthyologique de la Méditerranée, antagonisme entre la croissance et la puberté, rôle physiologique du foie au cours du cycle sexuel,

discontinuités allométriques en rapport avec les facteurs écologiques, « structure » de ces discontinuités.

Souhaitons que ces résultats encouragent à continuer l'étude des *Mullus* de nouveaux chercheurs. Ils viendront s'ajouter à la liste déjà longue de ceux qui, depuis deux cents ans, les ont étudiés, et auxquels, sans nul doute, ce travail devrait être dédié.

BIBLIOGRAPHIE

1936. Abolins. — Ueber den Geschlechtsdimorphismus der Lebergrösse der Fischgattung *Crenilabrus* Cuv. *Bull. Soc. Biol. Lettonie*, VI, pp. 133-155.

1951. Andreu (B.). — Consideraciones sobre el comportamiento del ovario de sardina (*Sardina pilchardus* Walb.) en relacion con el processo de maduracion y de freza. *Bol. Inst. Esp. Ocean.*, n° 41, 16 p.

1951. Andreu (B.) et Rodriguez-Roda. — La pesca maritima en Castellon. Rendimiento por unidad de esfuerzo (1945-1949) y consideraciones biometricas de las especies do interés comercial. *Publ. Inst. Biol. Apl.*, VII, pp. 223-277.

1950. Andreu (B.), Rodriguez-Roda et Larrañeta. — Contribucion al estudio de la talla, edad y crecimiento de la sardina (*Sardina pilchardus* Walb.) de las costas españolas de Levante. *Publ. Inst. Biol. Apl.*, VII, pp. 159-189.

1948. Baldwin. — Dynamic aspects of Biochemistry.

1936. Benoit (J.). — Hypertrophie du foie chez le Canard thyroïdectomisé. Rôle de la préhypophyse dans son enrichissement en lipides. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 203, pp. 468-470.

1930. Bertin (L.). — *Mullus barbatus* L. *Faune et Flore de la Méditerranée*. Fiches éditées par la Comm. Int. Expl. Médit.

1950. Bogucki (M.) et Trzesinski (P.). — Fluctuations in the water and fat content of the Cod. *Journ. Cons.*, XVI, 2, pp. 208-210.

1940. Borissenko (A.). — Sur la biologie de *Mullus barbatus* L. de la Mer Noire (en russe, résumé en français). *Trav. Stat. Biol. Karadagh*, 6, pp. 23-40.

1948. Bougis (P.). — Sur la croissance différente des deux Rougets de la Méditerranée (*Mullus barbatus* L. et *Mullus surmuletus* L.). *Arch. Zool. Exp.*, 86, N. et R., pp. 13-19.

1949 *a*. — Rapport hépatosomatique et Rapport gonosomatique chez *Mullus barbatus* L. *Bull. Soc. Zool. France*, 74, pp. 326-330.

1949 *b*. — Caractères distinctifs des deux espèces du genre *Mullus* : *Mullus surmuletus* L. et *M. barbatus* L. *Bull. Muséum*, 2e s., XXI, pp. 522-525.

1950 *a*. — Méthode pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins (Meiobenthos). *Vie et Milieu*, I, pp. 23-37.

1950 *b*. — Sur un allongement des nageoires pectorales corrélatif d'un changement de milieu chez les jeunes *Mullus*. *Vie et Milieu*, I, pp. 243-247.

1951. — La Croissance des Poissons méditerranéens. *Rapport aux Journées Méditerranéennes*, Banyuls, mai 1951.

1924. Bruce (J. R.). — « Changes in the Chemical Composition of the Tissues of the Herring in relation to Age and Maturity ». *Bioch. Journ.*, XVIII, p. 469.

1768. Bruennich. — Ichtyologia Massiliensis, p. 72, Copenhague.

1935. Buen (F. de). — Fauna ictiologica. Catalogue de los peces ibericos. *Notas y Resumenes*, IIe s., nº 88-89.

1928. Bull (H. O.). — The Relationship between State of Maturity and Chemical Composition of the Whiting *Gadus merlangus* L. *J. Mar. Biol. Ass.*, XV, pp. 207-218.

1952 *a*. Buser (J.). — Remarques concernant l'importance du mode de prélèvement de la glande thyroïde sur son aspect histologique. *Vie et Milieu*, III, pp. 52-56.

1952 *b*. — Etude expérimentale du déterminisme de la régénération des nageoires chez les Poissons Téléostéens. *Thèse*. Paris.

1951. Buser (J.) et Bougis (P.). — Allongement des nageoires pectorales provoqué par la Thyroxine chez *Gambusia affinis* Grd. *Arch. Zool. Exp.*, 88, N. et R., pp. 116-122.

1943. Callamand (O.). L'Anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.). Les bases physiologiques de sa migration. *Ann. Inst. Océan.*, XXI, 6, pp. 361-440.

1934. Carteni (A.) et Aloj (J.). — Chemical composition of sea-animals. *Quaderni della nutrizione*, I, pp. 49-63.

1936. Castelnuovo (G.). — Contributo biomotrico alla conoscenza della sistematica delle triglie. *Boll. di Pesca.*, Anno XII, pp. 289-301.

1943. Cereso (J.) et Las Heras. — Estudios quimicos sobre pescados espanoles. 1 part. *Trabajos Inst. Esp. Ocean.*, nº 17, pp. 1-58.

1948. Chambers (E. G.). — Calcul statistique pour débutants. *Paris.*

1932. Channon (H. J.) et El Saby (M. C.). — Fat metabolism of the Herring. *Bioch. Journ.*, 26, pp. 2021-2034.

1935. Corradini. — Sulla consistenza di alcune differenze biometriche delle specie *Mullus barbatus* e *Mullus surmuletus*. *Boll. Zool.*, VI, pp. 333-344.

1897. Cunningham (J. T.). — On the histology of the Ovary and of the ovarian Ova in certain marine Fishes. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 40, pp. 101-164.

1904-1905. Deflandre (C.). — La fonction adipogénique du Foie. *Journ. Anat. et Physiol.*, vol. 40 et 41.

1933. Desbrosses (P.). — Contribution à la connaissance de la biologie du Rouget-barbet en Atlantique Nord (I). *Rev. Trav. Off. Pêches Marit.*, VI, pp. 249-270.

1935. — Contribution à la connaissance de la biologie du Rouget-barbet en Atlantique Nord (II et III). *Rev. Trav. Off. Pêches Marit.*, VIII, pp. 255-267 et pp. 351-376.

1936. — Contribution à la connaissance de la biologie du Rouget-barbet en Atlantique Nord (IV). *Rev. Trav. Off. Pêches Marit.*, IX, pp. 339-399.

1934. El Saby. — Dietetic value of certain egyptian food fishes. *Comm. Int. Medit. Rapp. et P. V.*, 8, pp. 127-143.

1909. Fage (L.). — Étude de la variation chez le Rouget (*Mullus barbatus* et *Mullus surmuletus* L.). *Arch. Zool. Exp.*, 5e sér., I, pp. 389-445.

1913. — Recherches sur la biologie de la sardine (*Clupea pilchardus* Walb.), I *Arch. Zool. Exp.*, 52, pp. 305-341.

1938. Fage et Veillet. — Sur quelques problèmes biologiques liés à l'étude de la croissance des poissons. *Rapp. et P. V. Cons. Int. Expl. Mer*, 108, pp. 46-48.

1937. Falkenheim (M.). — Fegato, maturità sessuale e gestazione negli Squali. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 16, pp. 212-220.

1933. Fowler (M.). — Fishes of the Philippine Seas and adjacent waters. *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 100, vol. 12.

1947. Frade (F.). — Variações ponderais do Figado no Atum genetico do Algarve (*Thunnus thynnus* L.). *Trav. Stat. Biol. Mar. Lisbonne*, n° 51 et *Bull. Soc. Port. Sc. Nat.*, XV, pp. 159-165.

1951. Furnestin (J.). — Biologie des Clupéidés. *Rapport aux Journées Méditerranéennes*, Banyuls, mai 1951.

1924. Graham. — The Annual cycle in the life of the mature Cod in the North-Sea. *Fish. Investigations*, S. II, vi, n° 6.

1859. Gunther (A.). — Catalogue of the Acanthopterygian Fishes in the collection of the British Museum. VI, London.

1939. Grobstein et Bellamy. — Some effects of feeding thyroïd to immature fishes (*Platypoecilus*). *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 41, p. 363.

1946. Hamon (M.). — Action des hormones sexuelles de synthèse sur la morphologie externe de *Gambusia Holbrooki* Grd. *Bull. Soc. H. N. Afrique du Nord*, 37, pp. 122-141.

1900. Heincke et Ehrenbaum. — Wissensch. Meeresunt. Abt. Helgoland, III. p. 279. Taf. X, reproduit in « Nordisches Plankton », I, i, p. 22.

1930. Hickling (C. F.). — The natural History of the hake. III. Seasonal changes in the condition of the hake. *Fish. Invest. Min. Agr. Fish. London*, Ser. II, xii, n° 1, 78 p.

1936. Huxley (J. S.) et Teissier (G.). — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C. R. Soc. Biol.*, CXXI, p. 934 et *Nature*, 137, p. 780.

1915-1920. Johnstone. — *Annual Report Lancashire Sea-Fish. Lab.*, 23, 26, 27 et 28 th.

1943. Jost (A.). — Sur le cycle testiculaire de *Callionymus lyra* L. *C. R. Soc. Biol.*, 137, pp. 707-708.

1936. Kroeckert (G.). — Die Wirkung der Verfütterung von Schilddrüsensubstanz an *Lebistes reticulatus* (Zahnkarpfen). *Zeitschr. Exper. Medizin* 98, pp. 214-220.

1948. Lamotte (M.). — Introduction à la biologie quantitative. Paris.

1943. Laskar (K.). — Wachstum und Geschlechtsreife beid en Süsswasserfischen. *Biol. Generalis*, XVII, pp. 230-242.

1938. Legendre (R.). Le Poisson. *Act. Sc, Ind. Paris*, n° 633, 45 p.

1950. Leloup (J.) et Olivereau (M.). — Production d'exophtalmie par la thiourée chez un Téléostéen marin : *Dentex vulgaris* Cuv. *C. R. Soc. Biol.*, 144, p. 772.

1951. Leloup (J.) et Olivereau (M.). — Données biométriques comparatives sur la Roussette (*Scyllium canicula* L.) de la Manche et de la Méditerranée. *Vie et Milieu*, II, pp. 182-209.

1766. Linné. — Systema Naturae.

1907. Lo Bianco. — L'origine dei barbigli tattili nel genere *Mullus*. *Rend. Accad. Lincei*, S. 5, 16, p. 577.

1908. — Sviluppo larvale, metamorfosi e biologia della « Triglia di fango » (*Mullus barbatus*). *Mitt. Zool. Stat. Neapel.*, 19, pp. 18-50.

1909. — Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. Zool. Stat. Neapel.*, 19, pp. 513-762.

1937. Lovern (J. A.) et Wood (H.). — Variation in the chemical composition of Herring. *Journ. Mar. Biol. Ass.*, 22, pp. 281-293.

1938. Marza (V. D.). — Histophysiologie de l'Ovogénèse. *Act. Sc. Ind. Paris*, n° 751, 81 p.

1911. Masterman (A. T.). — Report on Research in Relation to the Plaice Fisheries. Biol. Statistics, IV, Age and Sex. *Board of Agric. et Fisheries*, 1911.

1928 *a*. Millot (J.). — Données nouvelles sur la physiologie du Foie des Poissons. Le rapport du poids du foie au poids du corps. *C. R. Soc. Biol.*, 98, pp. 125-127.

1928 *b*. — Sur le rôle adipopexique du Foie des Vertébrés. *C. R. Ass. Anat.*, 1928.

1906-1907. Milroy. — *Ann. Report Fisher. Board f. Scotland*, 24 et 25 th.

1908. — *Biochem. Journ.*, 3, p. 366.

1938. Mituo Sato. — The Sensibility of the Barbel of *Upeneus spilurus* Bleeker, with Some Notes on the Schooling. *Contr. Mitsui Inst. Mar. Biol.*, n° 53 et *Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, 4 th., S. XII, pp. 489-500.

1935. Murat (M.). — Contribution à l'étude de la Sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) de la baie de Castiglione. *Bull. Stat. Aqu. Pêches Castiglione*, 2, 1933.

1912. Ninni (E.). — I pesci dell'Adriatico. Verona.

1931. — *Mullus surmuletus* L. *Faune Flore Medit.* Fiches éditées par *Comm. Int. Expl. Medit.*

1930. Parr (A. E.), — Teleostean shore et shallow-water fishes from the Bahamas and Turk-Island. *Bull. Bingham Ocean. Coll.*, III, 4.

1925. Pearse (A. S.). — The chemical composition of certain freshwater fishes. *Ecology*, VI, pp. 7-16.

1948. Pickford (G. E.) et Thomson (E. F.). — The effect of purified mammalian growth hormone on the killifish (*Fundulus heteroclitus* L.). *J. Exp. Zool.*, 109, pp. 367-384.

1937. Prenant (M.). — Sur la croissance des lépidotriches articulés chez les Téléostéens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 62, pp. 190-195.

1933. Puyal (J.) et Torres (I.). — La composicion quimica de los alimentos españoles, II, Los pescados del Cantabrico. *Anal. Soc. Esp. Fisica-Quimica*, 31, pp. 81-86.

1947. Olivereau (M.). — Histologie comparée des hypophyses des *Mullus barbatus* L. et *M. surmuletus* L. *Arch. Zool. Exp.*, 85, N. et R., pp. 100-108.

1947 *b*. — Histologie comparée de l'hypophyse et de la thyroïde des deux types de Rougets *Mullus barbatus* L. et *M. surmuletus* L. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 224, pp. 596-598.

1950. Olivereau (M.) et Leloup (J.). — Variations du Rapport hépatosomatique chez la Roussette (*Scyllium canicula* L.) au cours du développement et de la reproduction. *Vie et Milieu*, I, pp. 377-420.

1888. Raffaele (F.). — Le uove gallegianti e le larve dei Teleostei nel Golfo di Napoli. *Mittt. Zool. Stat. Neapel*, 8, pp. 1-84.

1937. Ranzi (S.). — Fegato, Metabolismo dei Lipidi e funzioni sessuali nei Vertebrati. *Arch. Zool. Ital.*, XXIV, pp. 169-192.

1933. Remotti (E.). — Il problema sistematico del gen. *Mullus* L. et soi aspetti endocrini. *Boll. Mus. e Labor. Zool. Univ. Genova*, XIII, 69, pp. 1-20.

1935. — Il fegato durante il periodo riproduttivo nelle femmine di *Gambusia Hollbrooki* Grd. *Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Genova*, 15, n° 85.

1927. Roule (L.) et Verrier (M. L.). — Étude sur les barbillons des Rougets-barbets (*G. Mullus*). *Ann. St. Oc. Salammbô*, III, 16 p.

1935. Salgues (R.). — La valeur alimentaire de quelques poissons de la Méditerranée et des cours d'eau qui s'y jettent. *Bull. Sc. Pharmacol.*, 41 (7-10), pp. 419-430 et 536-546.

1947 *a*. Scaccini (A.). — Contributo alla conoscenza della biologia dei Mullidi nell' Adriatico medio occidentale. *Note Lab. Biol. Mar. Fano*, I, pp. 1-8.

1947 *b*. — L'accrescimento e la proporzione dei sessi nella popolazione adriatica di *Mullus barbatus* Rond. *Note Lab. Biol. Mar. Fano*, I, pp. 17-24.

1939. Simpson et Roe. — Quantitative Zoology. New-York et Londres.

1945. Steinmann (P.). — Fruhreife und Zwergwuchs bei Salmoniden. *Rev. Suisse Zool.*, 52, pp. 414-415.

1943. Svaerdson (G.). — Studien über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsreife und Wachstum bei *Lebistes*. *K. Landtbrutsstyrelsen Medd.*, 21, pp. 1-48.

1933. Teissier (G.). — Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata*. *Bull. Biol. France Belgique*, 67, pp. 401-444.

1934. — Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. *Act. Sc. Ind. Paris*, n° 95.

1935. — Les procédés d'étude de la croissance relative. *Bull. Soc. Zool. France*, LX, pp. 292-307.

1948. — La Relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, 4, pp. 14-53.

1924. Wheeler (J. F. G.). — The growth of the egg in the Dab. *Quart. J. Microsc. Sc.*, 68, pp. 641-660.

1938. Winpenny (R. S.). — A routine method for the estimation of fat in plankton and its application to Herring tissues. *Journ. Cons.*, XIII, pp. 338-348.

ABBEVILLE. — IMPRIMERIE F. PAILLART. — 1952.